

ARCHIVES NÉERLANDAISES
DE
ZOOLOGIE

RÉDIGÉES PAR

Prof. Dr. H. J. JORDAN,

Dr. B. J. KRIJGSMAN et Dr. H. C. BLÖTE

(DE LA PART DE LA SOCIÉTÉ NÉERLANDAISE DE ZOOLOGIE)

et Dr. J. A. BIERENS DE HAAN

(DE LA PART DE LA SOCIÉTÉ HOLLANDAISE DES SCIENCES)

PUBLIÉES PAR LA SOCIÉTÉ NÉERLANDAISE DE ZOOLOGIE

(NEDERLANDSCHE DIERKUNDIGE VEREENIGING) À AMSTERDAM

ET LA SOCIÉTÉ HOLLANDAISE DES SCIENCES

(HOLLANDSCHE MAATSCHAPPIJ DER WETENSCHAPPEN) À HARLEM

ORGANE OFFICIEL

DE LA SOCIÉTÉ NÉERLANDAISE DE ZOOLOGIE.

TOME IV

LEIDEN

E. J. BRILL

1940

TABLE DES MATIÈRES

1^E LIVRAISON. PARUE DÉCEMBRE 1939.

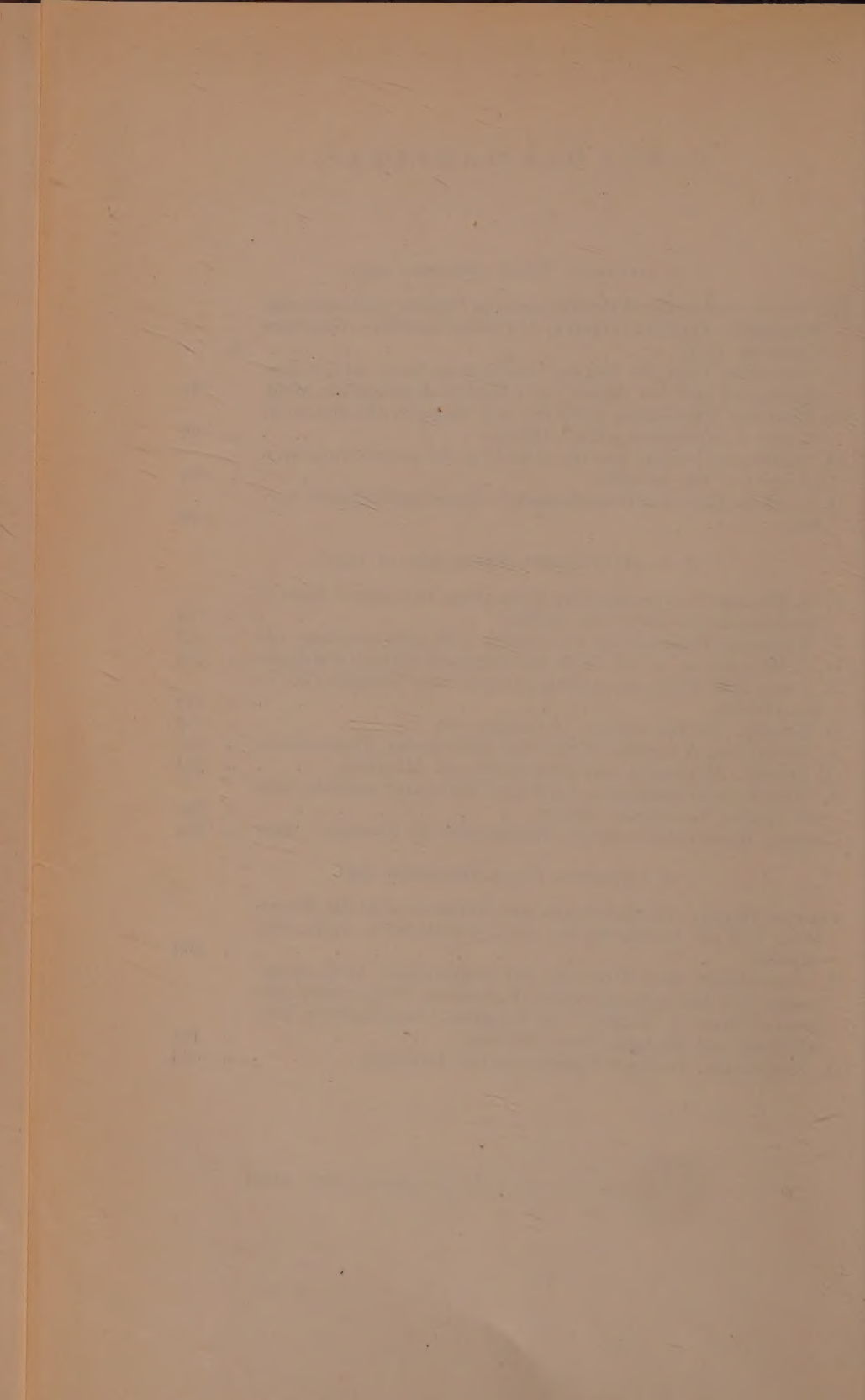
J. J. SMITH. Analyse der Wahrnehmung von Objekten mit mehreren Merkmalen (Farbigen Figuren) bei Schweinsaffen (<i>Nemestrinus Nemestrinus</i> (L.))	p. 1
L. TINBERGEN. Über den Bau der Geschmacksorgane auf den Proboscislippen und den Beinen von <i>Calliphora Erythrocephala</i> Meig.	81
K. SCHIJFSMA. Preliminary notes on early stages in the growth of colonies of <i>Hydractinia echinata</i> (Flem.)	93
M. WAGENAAR. Inquiry into the identity of the green colour from the spine of the sea pike	103
H. A. STORK. Eine neue <i>Chaetoderma</i> -Art: <i>Chaetoderma Hoffmanni</i> Nov. Spec.	106

2^E ET 3^E LIVRAISON. PARUE JUILLET 1940.

F. M. MULLER. On the sensitivity of barnacles, in different stages of development, towards some poisons	113
P. WAGENAAR HUMMELINCK. Concerning a <i>Mazama nemorivaga cita</i>	133
H. C. REDEKE and A. DEN DULK JR. Ostracoda of the Netherlands	139
A. J. VAN DAM. <i>Chirostylus</i> -Arten gesammelt vom Dampfer Gier in der Java-See	149
D. KREGER. On the ecology of <i>Cardium edule</i> L.	157
A. SCHREUDER. A revision of the fossil water-moles (Desmaninae)	201
G. STIASNY. Alcyonaria und Gorgonaria von Mauritius	334
P. WAGENAAR HUMMELINCK. Land and freshwater mollusks from the smaller Venezuelan islands	352
Comptes Rendus de la Société Néerlandaise de Zoologie - 1939	355

4^E LIVRAISON. PARUE DÉCEMBRE 1940.

FLORRIE HEUBEL. Beobachtungen und Versuche über das Sinnesleben und die Intelligenz bei einem Palmenroller (<i>Arctogalidia stigmata</i>)	369
A. KORTLANDT. Eine Übersicht der angeborenen Verhaltensweisen des Mittel-Europäischen Kormorans (<i>Phalacrocorax carbo sinensis</i> [Shaw & Nodd.]), ihre Funktion, ontogenetische Entwicklung und phylogenetische Herkunft	401
A. KORTLANDT. Wechselwirkung zwischen Instinkten	443



ANALYSE DER WAHRNEHMUNG VON OBJEKTEN MIT MEHREREN MERKMALEN (FARBIGEN FIGUREN) BEI SCHWEINSAFFEN (*NEMESTRINUS NEMESTRINUS* (L.))

VON

J. J. SMITH.

AUS DEM LAB. F. TIERPSYCHOLOGIE DER KÖNIGL. ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
„NATURA ARTIS MAGISTRA“ UND DEM LAB. F. VERGL. PHYSIOLOGIE DER
REICHESUNIVERSITÄT UTRECHT.

INHALTSÜBERSICHT

	Seite
I. Einleitung und Problemstellung	1
II. Literaturübersicht	6
III. Methodik	8
IV. A. Beschreibung der Dressurversuche	15
IV. B. Beschreibung der Resultate der Dressurversuche	36
V. Analyse der Dressurergebnisse durch Veränderung und Teilung des Form-Farbe Komplexes	40
VI. Allgemeine Bemerkungen	71
VII. Übersicht über die erzielten Resultate	74
VIII. Übersicht der benutzten Figurkombinationen	77
IX. Literaturverzeichnis	79

I. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Das einzige Mittel, wodurch ein Tier etwas über seine Umgebung erfahren kann, bilden seine Sinne. Es sind demnach die zu Wahrnehmungen verarbeiteten Sinnesreize, die zusammen das Bild ergeben, welches das Tier von seiner Umgebung erhält. Obwohl alle Sinne zusammen dieses Bild erzeugen und der Verlust eines einzigen Sinnes die Möglichkeit sich im Kampf ums Dasein zu behaupten stark beeinträchtigen wonicht gänzlich zunichte machen würde, so spielen sie dennoch nicht alle eine gleich bedeutende Rolle dabei. Immer werden bestimmte Sinne, dem Milieu und der Lebensweise des Tieres entsprechend, mehr oder weniger entwickelt sein; so wird ein in Grotten lebendes Tier einen mangelhaft entwickelten Gesichtssinn haben, hingegen einen sehr feinen Tastsinn. Hiermit

will jedoch nicht gesagt sein, dass bei Tieren aus demselben Milieu und mit ungefähr derselben Lebensweise nun auch immer derselbe Sinn am kräftigsten entwickelt ist; die Herdentiere aus den afrikanischen Steppen, bei denen sowohl der Gesichtssinn als der Gehör- oder der Geruchssinn am kräftigsten entwickelt sein kann, liefern hierfür den Beweis.

Es fragt sich nun, ob die verschiedenen Komponenten, aus denen die Wahrnehmungen eines Sinnes zusammengesetzt sind, für ein Tier alle gleich wichtig sind. Es gibt niedere Tiere, die nur den Unterschied zwischen hell und dunkel wahrnehmen können und bei denen diese Fähigkeit eine äusserst wichtige Rolle in ihrem Leben spielt, weil sie ihnen z.B. ermöglicht immer das Dunkel aufzusuchen. Für höhere Tiere wird diese Fähigkeit von viel geringerer Bedeutung sein; hier herrscht die Wahrnehmung von Farbe und Form vor.

Form und Farbe (oder bei farbenblinden Tieren Form und die grauen Töne) sind die beiden Komponenten, welche zusammen das Bild eines Gegenstandes ergeben.

Die meiner Arbeit zugrunde liegende Frage war nun, ob bei Affen diese beiden Komponenten gleich wichtig sind und wo nicht, welche der beiden überwiegt. Anders gesagt, ob ein Affe, der eine Apfelsine aus Erfahrung kennt, wenn wir ihn wählen lassen zwischen einem orangefarbenen Kubus und einer blau gefärbten Apfelsine, sich für den Kubus oder für die Apfelsine entscheidet; wobei selbstverständlich von einer Wahl nach dem Geruch nicht die Rede sein darf. Um die Frage möglichst einfach und prinzipiell zu stellen, verwendete ich für meine Experimente keine Gegenstände, sondern auf Pappe geklebte Figuren.

Will man erforschen in wie weit ein Tier imstande ist, Wahrnehmungen oder Wahrnehmungskomplexe von einander zu unterscheiden, so ist es notwendig die Tiere zuerst auf einen derartigen Komplex zu dressieren, d.h. einen solchen Wahrnehmungskomplex einem Instinkt unterzuordnen, wodurch er für das Tier einen bestimmten Wert erhält. Hierzu eignet sich am besten der Ernährungsinstinkt, der namentlich bei Affen immer sehr rege ist. Bei der Dressur auf einen bestimmten Komplex wissen wir nicht im Voraus nach welchem Element oder welchen Elementen das Tier sich orientiert; dies muss nach beendeter Dressur mittels Analyse erforscht werden. Die klassische Methode für eine solche streng wissenschaftlich

durchgeführte Analyse ist diejenige I. PAWLOWS, wie er sie bei seinen Untersuchungen über die bedingten Reflexe anwandte; diese Methode ist jedoch bei Affen aus technischen Gründen nicht durchführbar. Wir mussten also um das Verhalten der Affen in einer von uns angeordneten komplexen Situation zu untersuchen anders verfahren, obwohl wir zum Zwecke einer richtigen Analyse des Verhaltens der Versuchstiere selbstverständlich auch die Resultate der Schule PAWLOWS in Betracht zogen.

Wie PAWLOW, stellten auch wir Untersuchungen an über das Unterscheidungsvermögen bei Tieren; wir dürfen dabei aber keineswegs vergessen, dass in dem Begriff „unterscheiden“ verschiedene Erscheinungen zusammengefasst sind. Erstens gibt es ein rein physiologisches Unterscheidungsvermögen, das daher rührt, dass der eine Reiz ein anderes Sinneselement trifft als der andere. So kann das Unterscheiden von Licht, Schall, Geruch usw. hauptsächlich physiologisch sein. Daneben gibt es aber auch ein psychologisches Unterscheiden, welches auch schon von PAWLOW studiert wurde. Dies trat z.B. auf, wenn er als Reiz eine bestimmte Gruppierung von Tönen oder eine Figur verwandte. Die Reaktion auf eine bestimmte Kombination von Reizen ist grundsätzlich verschieden von der Reaktion auf isolierte Reize; nur letztere kann in manchen Fällen rein physiologisch interpretiert werden, ohne dass man allerdings je wirklich beweisen könnte, dass eine entsprechende Reaktion sich ausschliesslich auf physiologische Erscheinungen beschränkt.

Wir können das psychologische Unterscheidungsvermögen folgendermassen weiterhin verteilen:

1. Unterscheidung von Reizelementen;
2. Unterscheidung von Reizgestalten mit relativ grosser Transpositionsbreite;
3. feine Unterscheidung von bestimmten Gestalten;
4. die Fähigkeit nach und trotz der Unterscheidung dem Ungleichartigen als Signal denselben Wert beizumessen; hierüber ist nur sehr wenig bekannt, da wissenschaftliche Versuche auf diesem Gebiet fast gänzlich fehlen;
5. Unterscheidung und Gleichsetzung mittels Abstraktion.

Abstraktion beruht auf Isolierung der Ordnung, welche zwischen den Reizelementen besteht. Der Prozess der Abstraktion vollzieht sich auf bewusste Weise. Hiervon ist bei Tieren nichts bekannt und höchst wahrscheinlich tritt dieses Vermögen bei

ihnen überhaupt nicht auf. Einige Forscher wie z.B. KLÜVER (26, glauben jedoch in bestimmten Fällen auch bei Tieren von Abstraktion reden zu dürfen; die Schwierigkeit dabei ist, dass sie manchmal mit dem Wort „Abstraktion“ einen andern Sinn zu verbinden scheinen als den in der menschlichen Psychologie üblichen.

Das äusserliche Merkmal der Gleichsetzung wäre: gleiche Reaktion auf ungleiche, aber ähnliche Formen. Die gleichartige Behandlung von Ungleiche, aber Aehnlichem kann also auf verschiedene Weise zustande kommen:

1. Die beiden Formen werden gar nicht unterschieden, also einfach miteinander verwechselt.

2. Die Formen werden unterschieden, ihnen aber der gleiche Wert zuerkannt (z.B. die recht primitive Gleichsetzung zweier Früchte gleicher Art, aber individuell recht verschiedener Form). Die Entscheidung, ob hier Verwechslung vorliegt, also Beschränkung der Wahrnehmungsmerkmale auf diejenigen die beiden Formen gemeinsam sind, oder wirkliche Unterscheidung mit folgender primitiver Gleichsetzung, ist in der Regel recht schwierig, zumal nach PAWLOW auf ein Stadium automatischer Gleichsetzung, ein Stadium der Differenzierung auch bei bedingten Reflexen folgt. Wenn ein Mensch zweierlei Dinge auf Grund von Abstraktion gleichsetzt (beide repräsentieren dann ein gleiches Beziehungsganzes, z.B. zwei Lampen von ganz verschiedener Form), dann sind die Unterschiede zwischen den direkt wahrnehmbaren Merkmalen so gross, dass eine Verwechslung gar nicht in Frage kommt. Gleichsetzung zweier Dinge in der Reaktion kann ein Merkmal sehr primitiver oder gerade hoch differenzierter psychischer Funktionen sein.

Das absolute Wiedererkennen von Reizelementen ist primitiv, das absolute Wiedererkennen einer bestimmten Gestalt (z.B. einer Form) erfordert hingegen eine hohe psychische Leistung und meistens gibt es ein Zwischenstadium, in dem die Unterscheidung noch nicht so genau stattfindet und wobei also auf Gestalten, die grosse Aehnlichkeit mit der Dressurgestalt aufweisen, auf dieselbe Weise reagiert wird wie auf die Dressurgestalt selbst. (Siehe z.B. PAWLOWS Versuche mit Kreisen und Ellipsen; Seite 122 von "Conditioned Reflexes"). Bevor somit die Reaktion sich beschränkt auf eine bestimmte Gestalt, d.h. also bis diese Gestalt von allen andern unterschieden wird, wird die Reaktion von relativern Merkmalen bestimmt. Wenn

der Experimentator mehr oder weniger komplizierte Gestalten verwendet, so muss er, wie aus Obigem hervorgeht, zuerst einmal sehr sorgfältig untersuchen, ob das Tier tatsächlich auf die dargebotene Gestalt reagiert und nicht etwa auf einige von dem Tier daraus isolierte Reize.

Bevor man mit einer Dressur auf einen Komplex von Faktoren anfängt, muss man die Tiere auf die einzelnen Faktoren dieses Komplexes dressieren; in meinem Fall mithin auf Farbe und auf geometrische Figuren, um zu erforschen, ob es überhaupt möglich ist, das Tier auf diese Faktoren zu dressieren. Da mit diesen Experimenten schon oft ein günstiges Resultat erzielt worden ist (auch mit Schweinsaffen), kam es mir überflüssig vor, diese Dressur auf die einzelnen Faktoren zu wiederholen. Siehe dazu die Arbeiten von BIERENS DE HAAN, KLÜVER, RÉVÉSZ, BUYTENDIJK, YERKES und anderen.

Reagiert das Tier nicht auf die Gestalt als solche, sondern auf hieraus isolierte Elemente, so fragt es sich beim Vergleichen der verschiedenen Untersuchungen, ob nun immer bei allen Tierarten dieselben Elemente isoliert werden und wenn nicht, ob dies bei Tieren derselben Gattung wohl der Fall ist. Dies führte mich zur folgenden Problemstellung:

Wenn ein Affe gelernt hat von zwei farbigen Figuren immer eine zu wählen, wird dann seine Wahl von dem Komplex der Merkmale dieser Figur bestimmt oder richtet seine Wahl sich gänzlich oder grösstenteils nach einem einzigen Merkmal dieses Komplexes (im vorliegenden Fall also nach Form oder Farbe) und wenn dies der Fall ist, wird dann bei allen Affen ein und derselben Art (nämlich bei Schweinsaffen, *Nemestrinus nemestrinus*) und gleichen Alters die Wahl ständig von demselben Bestandteil des Komplexes bestimmt? Da positive und negative Figur zusammen auch wieder einen Komplex bilden, habe ich ebenfalls untersucht, ob die Wahl allein von den Faktoren der positiven Figur abhängt oder ob die Faktoren der negativen Figur dabei womöglich auch eine Rolle spielen.

Die zur Beantwortung dieser Fragen erforderlichen Experimente ermöglichten mir ausserdem noch folgende Punkte zu studieren:

1. Verläuft der Lernprozess bei allen Affen einer Art auf gleicher Weise?
2. Wie verhalten die Tiere sich, wenn die Veränderungen in der Dressurkombination nach und nach grösser werden?

3. Sind die Affen auf ein bestimmtes Dreieck dressiert worden oder auf „Dreieckigkeit“ im Allgemeinen?

II. LITERATURÜBERSICHT

Ueber die Fähigkeit der Tiere Formen und Farben zu unterscheiden ist in den letzten Jahren soviel veröffentlicht worden, dass es nicht möglich ist eine vollständige Literaturübersicht zu geben; ich werde mich vorwiegend auf die mit Affen angestellten Versuche beschränken. KLÜVER (26) führte Untersuchungen über Aequivalenzreize aus. Zweck dieser Untersuchungen war festzustellen, wie gross die Veränderungen in der Dressurfigur sein dürfen, wenn diese noch als identisch mit der ursprünglichen Dressurkombination gesehen werden sollte. Nach KLÜVER ist bei Tieren von einer Art Abstraktion die Rede, wenn sie auf eine Relation zwischen zwei Figuren (z.B. auf die grösste) dressiert worden sind.

Es gelang RÉVÉSZ (36) nicht einen Affen bei einer sechsfachen Wahlmöglichkeit ganz auf eine bestimmte Figur (Dreieck) zu dressieren; immer spielte auch der Ort der Figur eine Rolle dabei. Wahrscheinlich war dies jedoch die Folge eines vorangegangenen Experimentes, wobei das Tier auf ein bestimmtes Fach des Wahlapparates dressiert worden war.

Nach RÉVÉSZ (38) kann von Abstraktion nur dann die Rede sein, wenn die einzelnen Faktoren, aus denen ein Wahrnehmungsbild zusammengesetzt ist, bewusst unterschieden werden. Aus seinen Untersuchungen schliesst RÉVÉSZ, dass dies nur bei ältern Kindern und Erwachsenen der Fall ist. Bei jungen Kindern wird die Wahl in derselben Weise getroffen wie bei den Affen; in dem Fall spricht KROH (31) von „teihinhaltlicher Beachtung“ zur Unterscheidung von Abstraktion.

Bei jungen Kindern spielt nach RÉVÉSZ die Farbe die bedeutendste Rolle bei der Bestimmung der Wahl, während bei älteren Kindern die Form allmählich anfängt von überwiegendem Einfluss zu sein; aus diesem Grunde sollte man meinen, dass auch für Affen die Farbe wichtiger wäre. RÉVÉSZ konstatiert jedoch einen stärkeren Einfluss der Form und erklärt dies durch den Umstand, dass die Entwicklung eines Affen viel schneller fortschreitet als die eines Menschen und dass er dadurch viel früher als der Mensch mit allerhand Formen in Berührung

kommt, die für ihn von Bedeutung sind. Obwohl ich selbst auch bei einigen Affen einen stärkeren Einfluss der Form auf die Bestimmung der Wahl feststellen konnte, so halte ich dennoch das von RÉVÉSZ erzielte Resultat nicht für ganz zuverlässig, da seine Methodik meines Erachtens nicht einwandfrei ist.

RÉVÉSZ (35) sagt weiter, dass ein Affe, der auf eine farbige Figur mit einer bestimmten Form dressiert worden war, meistens auch dann noch richtig wählte, wenn diese Figur durch eine schwarze, den Umriss der Dressurfigur darstellenden Linie ersetzt wurde (dies war bei meinen Versuchen fast niemals der Fall). Wenn die Affen auf ein gleichseitiges Dreieck dressiert worden waren, so verwirrten sie sich gänzlich, wenn dieses Dreieck durch ein andersartiges ersetzt wurde (dies entspricht meinen Resultaten).

BIERENS DE HAAN (3) hat einwandfrei nachgewiesen, dass *Nemestrinus nemestrinus* Farben sehen kann. Im Gegensatz zu RÉVÉSZ konstatiert BIERENS DE HAAN (5) nur ein sehr geringes Vorherrschen vom Einfluss der Form auf die Bestimmung der Wahl (22:18). Weiter zeigte es sich, dass die negative Figur die Wahl nicht beeinflusst (4). Die Elemente, die das Wahrnehmungsbild ergeben, sind bei Affen viel mehr zu einem Komplex vereinigt als bei uns; aus diesem Komplex treten gewisse Elemente hervor, die wir vorher nicht bestimmen können. Auf solche Faktoren lässt sich das Tier leicht dressieren. Allem Anschein nach vermag das Tier, genau wie wir, dieses Merkmal ganz getrennt von den andern zu sehen. Flecken und Risse in den Kartons, worauf die Affen dressiert werden, spielen ebenfalls eine Rolle bei der Bestimmung der Wahl. Dass ein gewisses Merkmal einer Figur bei dem Treffen der Wahl in den Vordergrund tritt, kann somit daher stammen, dass die Bewertung angeboren (primär) ist oder dass das betreffende Merkmal im Leben des Tieres grosse Bedeutung erhalten hat (sekundär).

Der menschlichen Typologie entsprechend kann man auch bei Affen (J. A. BIERENS DE HAAN, 8) einen motorischen und einen sensorischen Typus unterscheiden. Die dem motorischen Typus angehörenden Affen sind schwierig auf Wahrnehmungsmerkmale zu dressieren, weil sie eine starke Tendenz zeigen einer einmal angenommenen Bewegungsgewohnheit treu zu bleiben, wodurch die Wahl zur Lösung einer bestimmten Aufgabe erschwert wird. Man nennt die Erscheinung, dass ein Tier immer

nach einer Seite des Apparates läuft Seitenstetigkeit; dies ist also eine Folge der motorischen Veranlagung des Tieres.

Ich will hier noch einige Darstellungen erwähnen, die ich bei meinen Untersuchungen benutzte, auf deren Inhalt ich hier jedoch nicht eingehen kann. Ein ausführliches Literaturverzeichnis befindet sich am Ende dieser Arbeit.

I. P. PAWLOW: Conditioned Reflexes; W. KÖHLER: Gestaltpsychologie; W. KÖHLER: Psychologische Probleme; W. KÖHLER: Intelligenzprüfungen an Anthropoiden; H. J. JORDAN: Allgemeine vergleichende Physiologie der Tiere; H. J. JORDAN: Gehirn und Seele; O. KROH und R. SCHOL: Ueber die teilinhaltliche Beachtung von Form und Farbe beim Haushuhn; W. FISCHEL: Methoden zur psychologischen Untersuchung der Wirbeltiere; F. J. J. BUYTENDIJK: Considérations de psychologie comparée à propos d'expériences faites avec le singe *Cercopithecus*; J. A. BIERENS DE HAAN: Ueber Wahl nach relativen und absoluten Merkmalen.

Obwohl L. VERLAINE und Fräulein M. TELLIER auch auf dem Gebiet meiner Arbeit Versuche angestellt haben, habe ich ihre Untersuchungen in dieser Literaturübersicht weiter nicht berücksichtigt: sie gelangen nämlich zu so seltsamen Resultaten, dass es sich fragt, ob hier keine fehlerhafte Methodik zur Anwendung kam.

III. METHODIK

Die Versuche wurden angestellt in dem tierpsychologischen Laboratorium (Direktor Dr. J. A. BIERENS DE HAAN) in dem zoologischen Garten der Gesellschaft Natura Artis Magistra in Amsterdam. Einzelheiten über dieses Laboratorium kann man in einem Aufsatz von Dr. BIERENS DE HAAN finden (1). Das Arbeitszimmer ist etwa 8 zu 5 m und hat an drei Seiten Fenster. Die Temperatur ist immer mindestens 21° C. Die Dimensionen des Käfigs, in dem die Versuche angestellt wurden, waren 2.50 × 1.20 × 2 m. Die Affen wurden nur einmal täglich gefüttert und zwar nach Beendigung der Versuche.

Der Käfig war folgendermassen eingerichtet: drei der Wände bestanden aus Drahtgeflecht, während die vierte Wand aus Brettern hergestellt war. In einer Entfernung von 50 cm vom Boden war an dieser Holzwand ein horizontales Brett angebracht worden, worauf die Affen sich setzen konnten; 25 cm über diesem

Sitzbrett befanden sich in der Bretterwand des Käfigs zwei runde Löcher, deren Mittelpunkte 27 cm von einander entfernt waren. An der Aussenseite des Käfigs waren diese Löcher (7 cm im Durchmesser) mit kleinen Metallklappen versehen, die an der oberen Seite mittels eines Scharnieres an der Wand befestigt waren. Diese Klappen konnten also von den Affen nach auswärts aufgestossen werden; nötigenfalls konnte dies aber mittels eines Riegels verhindert werden. An der Aussenseite des Käfigs waren unterhalb der Klappen kleine Behälter angebracht worden, in die man Futter legen konnte. In dem Käfig waren oberhalb der Löcher kleine Latten befestigt, zwischen sich Stücke Pappdeckel (Dimensionen 20×20 cm) schieben liessen. Sowohl diese Kartons wie die Löcher konnten dem Auge der Affen entzogen werden mittels eines hölzernen Schiebers. An diesem Schieber war ein Seil befestigt, das über den ganzen Käfig lief. Dies bot den Vorteil, dass man beim Emporziehen des Schiebers hinter den Affen stand und es also weniger Möglichkeit gab die Tiere durch Zeichen zu beeinflussen. Im Innern des Käfigs befanden sich ausser einem Kletterbaum noch zwei kleine Käfige. Es wurden nämlich jeden Tag meistens mit drei Affen Versuche angestellt und dann mussten jedesmal zwei Tiere eingesperrt werden, während man mit dem dritten arbeitete. Dieses Einsperren geschah dadurch, dass man Futter in die kleinen Käfige legte, worauf die Affen aus freien Stücken hineingingen, oder falls dies nicht gelang, indem man sie hineintrieb.

Dr. A. L. J. SUNIER, der Direktor des zoologischen Gartens der Gesellschaft Natura Artis Magistra, war so liebenswürdig mir für meine Experimente 8 Schweinsaffen (*Nemestrinus nemestrinus*) zur Verfügung zu stellen. Diese Affen waren sehr jung auf Sumatra gefangen worden und beim Anfang der Versuche wahrscheinlich etwa anderthalb Jahre alt; sie waren noch nie zu Experimenten verwendet worden.

Während der ganzen Dauer der Versuche waren sie sehr lebhaft und machten einen gesunden Eindruck; nur zeigten sie ab und zu Brechbewegungen. Einer der Affen (Nr. 5) starb eines Nachmittags plötzlich an Krämpfen(?); vormittags bemerkte man nichts Auffälliges an ihm.

In den ersten Tagen, nachdem die Affen ihr neues Quartier bezogen hatten, wurden sie in Ruhe gelassen und die Versuche erst angefangen nach völliger Gewöhnung an ihre neue Um-

gebung. Zuerst sollten die Affen nun das Aufstossen der Klappen erlernen; zu diesem Zweck wurde der Schieber emporgeschoben und hinter einem der Löcher, dessen Klappe geöffnet war, ein Stückchen Banane gezeigt; schon sehr bald überwandten die Affen ihre Angst und wagten sich heran um das Futter zu holen. Jedesmal darauf wurde die Klappe etwas weiter geschlossen, wodurch die Affen schon bald dazu kamen, selbst die Klappe aufzustossen. Alsdann sollten die Tiere sich noch an das Auf- und Niedergehen des Schiebers gewöhnen, denn dies ängstigte sie anfangs sehr. Die eingesperrten Affen liessen das Tier, mit welchem die Versuche angestellt wurden, völlig unbeachtet und mithin war von Nachahmung mit Bestimmtheit nichts nachzuweisen. Meistens waren die Affen innerhalb einer Stunde mit der Versuchsanordnung vertraut; am nächsten Tag setzten dann die Lernversuche ein. Hierbei stellte ich meistens 50 Versuche pro Tag an. Die Versuche wurden angestellt in der Periode vom Okt. '34 bis zum Jan. '36 und zwar anfangs während 5 Tagen pro Woche (Sonntags und Samstags nicht) und später während 3 Tagen pro Woche (Dienstag, Donnerstag, Freitag). Als positive Figur verwendete ich bei den Lernversuchen entweder ein rotes, gleichseitiges Dreieck mit nach oben gerichteter Spitze (die Seiten zu je 10 cm) oder einen blauen Kreis mit einem Radius von 4 cm auf einem weissen Hintergrund von 20×20 cm; im letzteren Falle wurde dann die andere Figur als negative Figur verwendet. Die Figuren waren auf Pappe geklebt, sodass sie sich leicht zwischen die Latten schieben liessen.

Bei geschlossenem Schieber wurden die Figuren auf den für sie bestimmten Platz geschoben und in den Behälter an der Seite der positiven Figur wurde ein Stückchen Banane gelegt. Um der Möglichkeit vorzubeugen, dass die Affen statt auf die Figuren auf eine bestimmte Klappe dressiert wurden, wurde der Platz der positiven und der negativen Figur fortwährend gewechselt und zwar so, dass die positive Figur bei einer Serie von 10 Versuchen der Reihe nach (vom Käfig aus gesehen) links, rechts, rechts, links, rechts, links, links, rechts, links, rechts war; also fünfmal rechts und fünfmal links. Ausser in einigen Fällen, die wir noch besonders erwähnen werden, war auch die Klappe unterhalb der negativen Figur nicht verriegelt. Bei einer falschen Wahl bestand die Strafe lediglich in dem nicht finden des Bananestückes. Das Versetzen eines leichten elektrischen Schläges bei einer falschen Wahl wirkt nämlich ungünstig auf die Lernge-

schwindigkeit (siehe KAFKA, Nr. 21). Ich achtete darauf, dass die Affen, indem ich sie mit Futter herbeilockte, immer mindestens 1.5 m vom Apparat entfernt waren, bevor ich den Schieber emporzog; ich stand in diesem Augenblick also hinter den Affen, weil das mit dem Schieber verbundene Seil, wie oben erwähnt, über den Käfig lief. Dies bot neben der geringeren Beeinflussungsmöglichkeit der Affen mittels unbewusster Zeichen auch noch den Vorteil, dass ich ihr Verhalten sehr genau beobachten konnte. Schon sehr bald lernten die Affen sich sofort nach Beendigung des Versuches wieder an ihren Platz zu setzen, sodass ich sie nicht mehr dahin zu locken brauchte. Zu Anfang der Dressur gingen die Affen schon bevor der Schieber noch ganz emporgezogen worden war, auf den Apparat zu, sprangen auf das Sitzbrett und öffneten die erste beste Klappe. Erwies sich diese Wahl als falsch, dann liess ich sie anfangs sofort auch die zweite Klappe öffnen. Später aber, um die Strafe zu vergrössern, hiess ich sie zuerst von dem Brett herunterkommen. Nach einer falschen Wahl musste der Schieber schleunigst herabgelassen werden; dies war bei manchen Affen keineswegs leicht, weil sie sich sehr geschickt darin zeigten mit einer Hand den Schieber aufzuhalten, während sie mit der anderen die Klappe öffneten. Dieselbe Schwierigkeit ergab sich, wenn die erste Wahl richtig gewesen war, denn auch in diesem Fall versuchten sie anfangs noch die zweite Klappe zu öffnen. Auch musste ich mich hüten, den Schieber nicht vorzeitig herunterzulassen (also bevor sie die falsche Klappe aufgestossen hatten), denn dann wäre es möglich, dass die Affen hierauf dressiert würden. Wenn ein Affe statt über den Boden den Weg zum Apparat über das Gitterwerk der Seitenwände oder der Decke nahm, wurde der Schieber wieder herabgelassen und der Affe an seinen Platz zurückgerufen. Wenn ein Affe nämlich am Gitter entlang zum Apparat geklettert war, öffnete er fast immer diejenige Klappe, welche sich an derselben Seite befand auf der er hergekommen war. Gleich nach jedem Versuch wurde das Ergebnis in ein Heft geschrieben und zwar in folgender Weise: Die 50 Versuche, die gewöhnlich pro Tag angestellt wurden, teilte ich in 5 Serien ein von je 10 Versuchen. Jede richtige Wahl wurde mittels eines Pluszeichens und jede falsche mittels eines Minuszeichens angedeutet. In jeder Serie wurde addiert wie oft die Wahl richtig getroffen war und wieviele Male die rechte Klappe als erste gewählt wurde.

TABELLE I
Beispiel einer Tagestabelle
d. 19. Oktober.

Affe Nr. 1.

Seite auf der sich die + Fig. befindet.		Nummer der Serie.					15. Versuchstag.
		I	II	III	IV	V	
1	r	+	+	-	-	+	
2	l	+	+	+	+	-	
3	l	+	+	+	+	-	
4	r	-	+	+	+	-	
5	l	+	+	+	+	+	
6	r	+	+	+	+	-	
7	r	-	-	-	+	+	
8	l	-	+	+	+	+	
9	r	-	+	+	-	+	
10	l	+	+	+	+	+	

Serienergebnis: 6 9 8 8 6

Tagesergebnis. Von 50 Versuchen waren richtig:

$6 + 9 + 8 + 8 + 6 = 37$; also 74 %.

Die rechte Figur wurde gewählt:

$3 + 4 + 3 + 3 + 5 = 18$ Mal; also 36 %.

Am Ende jedes Tages wurde das Tagesergebnis in % berechnet und in einer Kurve wiedergegeben (siehe Abb. 1-8). Auf die Horizontalachsen dieser Abbildungen sind die Versuchstage eingetragen und auf die Vertikalachsen über jedem Versuchstag der jeweilige Prozentsatz der richtig getroffenen Wahlen (gezogene Linie) und der Prozentsatz der angibt, wie oft die rechte Klappe als erste aufgestossen wurde (gestrichelte Linie).

Aus letzterer Linie ist ersichtlich, ob ein Affe eine bestimmte Klappe bevorzugt (also auf die Klappe statt auf die Figur dressiert worden ist). Da der Affe nur zwischen 2 Möglichkeiten zu entscheiden hat und es also 50 % Wahrscheinlichkeit gibt dass er richtig wählt, leuchtet es ein, dass solange ein Tier noch nicht eine bestimmte Klappe bevorzugte, die Lernkurve ständig um die 50 % Linie schwankte. (Die grosse Anzahl der täglichen Versuche bewirkte es, dass die Ergebnisse ziemlich genau dem Zufallsgesetz entsprachen). Da es bei jeder Serie galt gleich viele Male nach rechts als nach links zu gehen, ergibt

sich hieraus, dass je mehr sich die Lernkurve der 100 % Linie nähert, um so näher muss die Kurve, die angibt in wieviel % der Versuche die rechte Klappe zuerst geöffnet wurde, an die 50 % Linie herankommen. (Siehe z.B. Abb. 1).

Anfangs veranstaltete ich die 50 Versuche an einem Affen nicht alle hintereinander, sondern teilte sie in Gruppen von 10 bis 20 Versuchen ein; zwischendurch wurde dann mit einem andern Affen gearbeitet. Da man die Affen jedesmal wieder einsperren musste, nahm dies sehr viel Zeit in Anspruch und da es sich ausserdem zeigte, dass die Tiere auch 50 Versuche flott hintereinander erledigten, entschloss ich mich schon bald dazu alle Versuche mit einem Affen hintereinander anzustellen.

Wenn ein Affe einige Tage nacheinander in 96 bis 100 % der Versuche die Wahl richtig getroffen hatte, wurde angenommen, dass die Aufgabe gelernt war. Fast niemals wurde einige Tage nacheinander 100 % erreicht, denn fast jeden Tag machte das Versuchstier einmal oder zweimal einen Fehler, weil irgend etwas seine Aufmerksamkeit ablenkte (z.B. ein ungewohntes Geräusch oder eine Küchenschabe, die durch den Käfig lief). Wenn ich nicht ganz bestimmt wusste, ob ein Affe die falsche Klappe berührt hatte, wurde dieser Versuch als falsch notiert.

Nach Vollendung der Dressur stellte man noch folgende Versuche zur Kontrolle an:

1. Die Reihenfolge, in der die positive Figur oberhalb der rechten oder oberhalb der linken Klappe angebracht worden war, wurde geändert um festzustellen, ob das Tier etwa auf eine bestimmte Reihenfolge dressiert worden wäre; es stellte sich heraus, dass dies niemals der Fall war.

2. Hinter beide Klappen wurde Futter gelegt. Es wäre nämlich möglich, dass das Tier in irgend einer Weise (z.B. mittels seines Geruchssinnes) bemerken könnte, an welcher Seite das Futter läge. Auch dies war niemals der Fall.

3. Es wurde kontrolliert, ob der von dem Experimentator eingenommene Platz während des Futterhinlegens Einfluss hätte auf die Bestimmung der Wahl. Es liesse sich nämlich denken, dass man sich unwillkürlich, wenn man Futter in den rechten Behälter legte, etwas mehr nach rechts aufstellte und, wenn man Futter in den linken Behälter legte etwas mehr nach links und dass die Affen dies bemerkt hätten und also hierauf dressiert worden wären. Indem man sich nun beim Futterlegen in den rechten Behälter weiter nach links aufstellte und umgekehrt,

konnte dies erprobt werden. Aus der Tatsache, dass die Ergebnisse sich immer gleichblieben, lässt sich schliessen, dass auch dies die Bestimmung der Wahl nicht beeinflusste. Dies war auch nicht zu erwarten, denn die Affen beachteten mich durchaus nicht, wenn ich hinter die Bretterwand verschwand und versuchten nie durch die Ritzen zu erspähen, wohin das Futter gelegt wurde, obwohl die Möglichkeit dazu vorhanden war.

4. Die Kartons mit den Figuren wurden durch neue ersetzt. Es zeigte sich nun, dass manchmal ausser der Figur auch andere Merkmale der Karte bei dem Treffen der Wahl eine Rolle gespielt hatten, z.B. ein kleiner Riss oder ein Flecken; ersetzte man dann solch einen Karton durch einen neuen, dann verringerte sich der Prozentsatz der richtig getroffenen Wahlen einigermaßen. Wenn ich aber einige Male die Kartons durch neue ersetzte, so lernten die Affen schon bald ausschliesslich auf die Figuren zu achten. Es zeigte sich hieraus allerdings, dass man mit den Kartons sehr vorsichtig verfahren soll, da hieraus sonst eine bedeutende Fehlerquelle entstehen könnte.

Auch KAFKA (21) macht darauf aufmerksam, dass Risse und Flecken der Dressurfigur grossen Einfluss haben können auf die Wahl. Im gleichen Aufsatz sagt er, dass die Affen einander nicht bei der Arbeit sehen dürfen, da sie, wie er behauptet, scharf auf einander aufpassen. Diese Tatsache habe ich jedoch niemals feststellen können. Auch bezüglich der Versuchsergebnisse nach einigen Ruhetagen machte ich ganz andere Erfahrungen als KAFKA; bei ihm arbeiteten die Affen nämlich nach einigen Ruhetagen schlechter als zuvor; bei mir hingegen arbeiteten sie im Grossen und Ganzen dann gerade besser.

5. Schliesslich wurde in jenen Fällen, wobei während des Lernens eine Klappe verriegelt gewesen war, untersucht, ob die Resultate schlechter wurden, wenn beide Klappen unverriegelt blieben; dies war nun manchmal in hohem Grade der Fall und ich weise hierbei namentlich auf den Dressurbericht betreffende den Affen Nr. 2 auf Seite 19 hin. Selbstverständlich wurden die Versuche nie fortgesetzt, bevor dieser Fehler behoben worden war.

Bei den fortgesetzten Versuchen wurde nun in einer der zwei oder auch in beiden Figuren etwas verändert und es wurde erforscht, wie die Affen hierauf reagierten. Im Ganzen wurden mit jeder neuen Kombination 50, auf zwei Tage verteilte, Versuche angestellt. Auch machte ich jeden Tag 25 Versuche mit

der ursprünglichen Dressurkombination und zwar so, dass jedesmal auf einen Versuch mit der Dressurkombination ein Versuch mit der neuen Kombination folgte. Also abwechselnd alte und neue Kombination. Dies bot den Vorteil, dass die Tiere ständig an die ursprüngliche Kombination erinnert wurden und hierdurch liess sich auch kontrollieren, ob die Affen noch genau auf die Figuren achteten. Auch bei diesem Wechsel der alten und neuen Kombination ergaben sich bei der alten Dressurkombination immer nur sehr wenige Fehler (höchstens ein bis zwei pro Tag). Durch die grosse Anzahl der Versuche mit jeder neuen Kombination, die ausserdem noch auf zwei Tage verteilt worden waren, wurde das Zufallsmoment beim Treffen der Wahl grösstenteils ausgeschaltet. Indem ich bei einer neuen Figurenkombination immer hinter beide Klappen Futter legte, wurde der Bildung neuer Assoziationen vorgebeugt. Dass eine solche sich nicht bildete, ergibt sich aus der Vergleichung der Resultate des ersten und des zweiten Tages einer neuen Kombination; meistens waren die Ergebnisse der beiden Versuchstage fast die gleichen und wenn dies einmal nicht der Fall war, dann war das Resultat des zweiten Tages ebenso oft schlechter als besser als das Resultat des ersten Tages. In Anbetracht der grossen Zahl der Versuche, die das Erlernen einer Dressurkombination erforderte, wäre es wohl sehr unwahrscheinlich, dass eine neue Assoziation schon mit 50 Versuchen zustande gekommen wäre. Die in den später zu erörternden Tabellen eingetragenen Prozentsätze geben den Durchschnitt aus zwei Versuchstagen.

Die mit jeder Figurenkombination von den Affen erzielten Resultate sind in einer Tabelle am Ende dieser Arbeit zusammengefasst.

IV. A. BESCHREIBUNG DER DRESSURVERSUCHE

Affe Nr. 1, (♂).

Rotes Dreieck positive Figur.

Dieser Affe war sehr zahm, er setzte sich schon nach einigen Tagen auf meine Schulter. Er liess es sogar bald geschehen, dass ich ihn anfasste; die meisten Affen widersetzen sich dem. Namentlich im Anfang zeigten sich ab und zu Brechbewegungen, wobei das Futter aber nicht ausgespuckt wurde. Oft ging er auf

den Hinterbeinen umher, während er das linke Hinterbein mit den beiden Vorderpfoten festhielt.

Das Einsperren in einen der kleinen Käfige bot keinerlei Schwierigkeiten. Ich tat dies entweder, indem ich ein Bananestück in einen der kleinen Käfige legte, worauf das Tier oft aus freien Stücken hineinging, oder widrigenfalls, indem ich ihn anfasste und ihn hineinsetzte; dem widersetzte er sich dann, indem er sich an allem Möglichen festgriff, aber er biss nie.

Schon sehr bald war er mit der Versuchsanordnung vertraut. Während des Herablassens des Holzbrettes, vor dem er sehr wenig Angst zeigte, rannte er schnell von einer Oeffnung zur andern und stiess die Klappen auf, wobei er sich oft nicht Zeit liess zu untersuchen, ob noch Futter in dem Behälter lag. Am nächsten Tage setzten die Experimente ein. An jenem Tag konnten deren nur 20 erledigt werden und das Resultat war, dass bloss 6 Mal die richtige Figur gewählt wurde. Der Affe zeigte ein wenig Vorliebe für die rechte Klappe (60 %). Die pro Versuchstag erzielten Resultate sind zusammengefasst in Abb. 1. Schon am zweiten Versuchstag liess sich eine Veränderung in dem Verhalten des Tieres beobachten; so war es jetzt nicht mehr nötig ihn nach der Wahl vom Apparat wegzulocken; er setzte sich sofort aus eigenem Antrieb auf seinen Platz. Auch war er schon weniger unruhig als am ersten Tag, wenn es auch noch einige Male vorkam, dass er zuerst die richtige Klappe aufstiess, aber ohne das Futter genommen zu haben zur zweiten lief. Wahrscheinlich hatte er in seiner Hast das Futter gar nicht bemerkt. Am fünften Tag lief er 9 Mal hinter einander richtig, aber darauf wechselten richtige und falsche Wahlen wieder in starkem Masse. Die Lernkurve (gezogene Linie) schwankt in den ersten 10 Tagen um die 50 % Linie, wonach sich eine langsame Steigung beobachten lässt. In den ersten 5 Tagen bevorzugte der Affe immer ein wenig die rechte Klappe, am sechsten Tag schlug dies um in eine starke Vorliebe (78 % links) für die linke (gestrichelte Linie). Am nächsten Tag gab er der rechten wieder den Vorzug (78 % rechts). Die Erscheinung, dass ein Tier die Klappe an einer Seite öfter wählt als die an der andern Seite, nennt man „Seitenstetigkeit“. Sie kommt bei verschiedenen Tieren vor und zwar besonders stark beim Anfang des Lernprozesses. Affe Nr. 1 zeigt dieses Symptom nur in geringem Masse aber bei einigen andern Affen trat es viel stärker hervor. Die Ansicht, dass die Seitenstetigkeit verursacht werde durch

Wandläufigkeit (die Neigung mancher Tiere, z.B. Ratten, möglichst viel an der Wand entlang zu laufen) ist, was meine Affen betrifft, gewiss unrichtig. Wohl kletterten sie anfangs manchmal am Gitter entlang zum Apparat hin, aber von einer bestimmten Vorliebe für diesen Weg liess sich nichts nachweisen.

Der ständige Richtungswechsel bei der Seitenstetigkeit (bald einige Tage lang Vorliebe für rechts, bald wieder für links) macht, dass dieses Symptom sich nicht, wie man manchmal annimmt, durch einen unsymmetrischen Körperbau erklären lässt, wodurch das Tier immer ein Abweichen nach einer bestimmten Seite zeigen sollte. Die zurückzulegende Strecke ($1\frac{1}{2}$ m) scheint mir hierfür ausserdem viel zu kurz. Wahrscheinlich müssen wir die Ursache suchen in der starken motorischen Veranlagung des Tieres; aus dieser Veranlagung ist seine starke Neigung zu erklären den einmal ausgeführten Komplex von Bewegungen zu wiederholen. Es kommt noch hinzu, dass für diese Tiere die Sinneswahrnehmung keine so wichtige Rolle spielt bei der Bestimmung der Wahl als bei den sensorisch veranlagten Tieren (siehe Nr. 8 der Literatur).

Beim Affen Nr. 1 war diese Seitenstetigkeit also nur schwach entwickelt und war niemals Anlass zu einem stereotypen Verhalten. Nach jenem einzigen schon oben erwähnten Tag, an welchem der Affe eine starke Vorliebe für rechts bekundete, blieb in den nächsten Tagen noch eine, allerdings viel weniger starke Vorliebe für rechts bestehen (58–70 %). Hierauf folgten 4 Tage mit einer sehr schwachen Vorliebe für links, worauf die Kurve wieder um die 50 % Linie schwankt. Nach dem zehnten Versuchstag änderte sich das Verhalten des Versuchstieres wiederum einigermassen; erstens öffnete es nun nicht mehr immer die zweite Klappe, wenn es hinter der ersten Futter angetroffen hatte und zweitens lief es nun ab und zu an einer Klappe vorbei, ohne sie aufzustossen. Das Tier fing also an tatsächlich zu wählen und überliess die Wahl nicht mehr gänzlich dem Zufall. Anfangs lief es an der Klappe, über welcher die positive Figur angebracht worden war, ebenso oft vorbei als an derjenigen mit der negativen Figur, aber allmählich wurde dies anders und die Wahl wurde richtiger getroffen. Oft war es deutlich zu sehen, dass der Affe zauderte eine der Klappen zu öffnen; er streckte dann einige Male die Hand aus, ohne die Klappe zu berühren, ging dann auf die andere zu, wo sich zuweilen jener Vorgang wiederholte, bis schliesslich gewählt wurde. Vielleicht lässt sich dieser

Umschwung im Verhalten des Tieres aus dem Umstande erklären, dass vom Anfang des zwölften Tages an die Klappe unter der negativen Figur verriegelt worden war. Wahrscheinlich konnte der Affe dies einigermassen sehen, denn als später die Aufgabe gelernt war und der Riegel nicht mehr vorgeschoben wurde, stieg in der nächsten Serie die Zahl der Fehler von Null auf drei; in der zweiten Serie wurde noch ein Fehler gemacht, während die dritte wieder ganz fehlerfrei war. Hieraus geht zugleich hervor, dass das Verriegeltsein der Klappen beim Treffen der Wahl nur eine sehr untergeordnete Rolle spielt. Ich hoffte den Dressurprozess zu beschleunigen, indem ich die Klappe unter der negativen Figur verriegelte. Aus demselben Grunde wurde vom 15. Tag an das Holzbrett nach einer falschen Wahl schnell heruntergelassen und das Tier musste an seinen Platz zurückkehren, worauf der Versuch wiederholt wurde. Sehr oft wusste aber der Affe das Herunterlassen zu verhindern, indem er das Brett mit der Hand aufhielt.

In den folgenden 10 Versuchstagen (16. bis 26. Versuchstag) wurde die Zahl der Fehler auf ungefähr 10% reduziert. Auch nach 32 Versuchstagen war ein stetes Richtigwählen nicht erreicht; die Zahl der Fehler schwankte immer noch zwischen 2 und 10 %. Da es allem Anschein nach noch tagelang dauern konnte, bis die vollen 100 % regelmässig erzielt sein würden (abgesehen von der grossen Wahrscheinlichkeit, dass diese niemals erzielt werden können), wurde nach den Kontrollversuchen mit den fortgesetzten Experimenten angefangen. Wie bei der Methodik schon erörtert wurde, sollte der Affe auch bei den fortgesetzten Versuchen immer wieder zwischen den Figuren der Dressurkombination wählen; hierbei wurden nur sehr wenig Fehler gemacht (im Durchschnitt keine 4 %). Bei den Kontrollversuchen zeigte es sich, dass nur das Verriegeln einer Klappe einigen Einfluss auf die Wahl ausübte; bei den übrigen Kontrollversuchen wurde kein einziger Fehler gemacht. Zuweilen gab es Tage, an denen das Tier dermassen verstrickt war in ein neues Spiel, welches es erfunden hatte, dass es bei jedem Versuch wieder schwer hielt es zu einem Gang zum Apparat zu bewegen; am nächsten Tag hatte es jedoch das Spiel meistens wieder vergessen (siehe Seite 72).

Betrachten wir zum Schluss noch einmal den ganzen Verlauf der Dressur (siehe Abb. 1), dann sehen wir, dass bis zum 11. Tag von einer Wahl nach den Figuren nicht die Rede sein kann;

nach dem 10. Tag steigt die Kurve ziemlich rasch bis zu 94 %. Diese Höhe kann sich jedoch in den darauffolgenden Tagen nicht erhalten und die Kurve weist ziemlich starke Schwankungen auf. Die letzten 8 Tage schwankte sie fast immer zwischen 90 und 100 %, aber nach 32 Versuchstagen waren die vollen 100 % noch niemals erreicht.

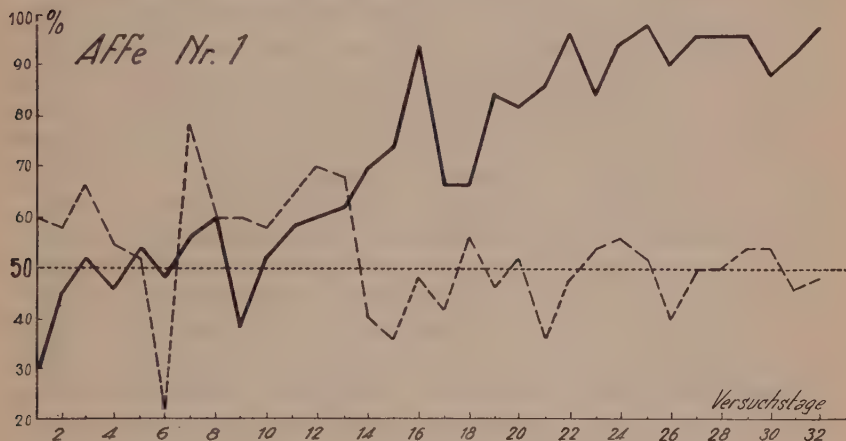


Abb. 1.

Affe Nr. 2 (♂).

Blauer Kreis positive Figur.

Er war der grösste der ersten drei. Anfangs war er sehr scheu, nach einem Monat etwa wagte er es aber sich auf meine Schulter zu setzen, doch nur wenn die zwei andern Affen eingesperrt waren. Oft ging er auf drei Beinen umher, während er das rechte Hinterbein mit der linken Vorderpfote (über den Rücken hinweg) festhielt. Bei den Versuchen lief er, wenn ich zu dem Apparat ging um Futter hinzulegen, auch immer dahin; niemals versuchte er jedoch durch eine Ritze zu gucken, um zu erfahren, auf welche Seite ich das Futter legte. Erst wenn ich zurückkam, setzte er sich an seinen Platz. Da dieser Affe anfangs sehr scheu war, dauerte es lange bis er sich an den Apparat heranwagte; als er aber einmal damit vertraut war, erlernte er das Öffnen der Klappen sehr schnell. Schon am zweiten Tag setzte er sich beim Anfang jedes Experimentes aus eigenem Antrieb auf seinen Platz.

Bei diesem Affen wurde der blaue Kreis als positive Figur

verwendet. Die ersten 3 Tage hatte er eine sehr grosse Vorliebe für links (bis zu 94 %). Hierauf folgten 3 Tage, in denen von einer grossen Vorliebe für eine bestimmte Seite nichts zu bemerken war (siehe Abb. 2). Nach diesen drei Tagen kamen wieder sechs an denen eine starke Seitenstetigkeit auftrat, aber nun nach rechts und wechselnd zwischen 70 und 85 %. Die Lernkurve schwankte während all dieser Tage zwischen 45 und 60 %. Es dauerte oft lange bis er eine der Klappen aufstiess; nachdem das Holzbrett emporgezogen worden war, fing er erst noch Küchenschaben oder nagte am Holzwerk des Apparates. Wenn er das erste Mal gleich richtig wählte, schlug er auch noch leicht gegen die zweite Klappe, jedoch ohne dabei nachzuschauen, ob etwa Futter dahinter läge. Zuweilen lief er an einer Klappe vorüber, aber ebenso oft an der falschen als an der richtigen. Vom zehnten Tage an wurde die Klappe, über welcher die negative Figur angebracht worden war immer verriegelt. Auch liess ich an jenem Tag zu Anfang der zweiten Serie das Holzbrett herunter, wenn die erste Wahl nicht richtig war. Wahrscheinlich brachte dies den Affen einigermassen aus dem Konzept, wie aus den Resultaten jenes Versuchstages ersichtlich ist (der Reihe nach 2, 4, 6, 7 und 6 Fehler pro Serie von 10 Versuchen). Das Tier zeigte seine Verstimmung über das Herablassen des Holzbrettes, indem es sehr aggressiv wurde und gerade vor mir am Gitter des Käfiges rüttelte; dasselbe tat er, wenn bei einer richtigen Wahl das Brett heruntergelassen wurde, bevor er das Bananenstück erwischte hatte.

Bis zum 25. Tag blieb die Lernkurve bis auf eine Ausnahme (66 %) immer unter 65 %; die Seitenstetigkeit war nicht mehr so stark als im Anfang und wechselte oft die Richtung. Plötzlich stieg dann die Lernkurve bis zu fast 100 %. Es stellte sich aber bald heraus, dass der Affe keineswegs auf die Figuren, sondern ausschliesslich auf das Verriegeltsein der Klappen dressiert worden war, denn als beide Klappen unverriegelt blieben, sank die Lernkurve augenblicklich auf weniger als 60 % herab. Es fragte sich nun, wie das Tier erkennen konnte, welche Klappe verriegelt war und welche nicht. Mir war schon aufgefallen, dass der Affe meistens an der linken Seite auf das Sitzbrett sprang, und dann nach rechts schaute (sprang er ausnahmsweise rechts auf das Sitzbrett, so schaute er nach links). Es zeigte sich nun, dass das Tier die Figuren durchaus nicht beachtete, dass es aber, wenn es von der Seite nach der entfern-

testen Klappe schaute, eine schmale Ritze sehen konnte bei einer unverriegelten Klappe. Diese Ritze war verschwunden, wenn die Klappe verriegelt worden war, weil letztere dann ganz dicht an das Holzwerk gedrückt war. Der Affe hatte dies also in 16 Tagen gelernt, denn am neunten Tag waren die beiden Klappen zuletzt unverriegelt; in den ersten 13 darauffolgenden Tagen war von einer Dressur noch nichts zu bemerken gewesen. Aus dieser unbeabsichtigten Dressur ging jedenfalls hervor, dass das Tier zweifellos die Fähigkeit zum Lernen hatte. Ich fuhr also mit der Dressur fort, aber die beiden Klappen blieben immer unverriegelt. Die erzielten Resultate waren sehr verschieden (40 bis 70 % richtige Wahlen) und bisweilen zeigte sich wieder eine grosse Vorliebe für eine der beiden Klappen (bis zu 95 % rechts). Dann und wann gab es nun Tage, an denen das Tier gar nicht mehr arbeiten wollte oder nach einigen Serien aufhörte. Vielleicht war es nicht ganz gesund, denn oft lief es rasch im Käfig umher und stiess dabei klägliche Laute aus; auch rieb es sich oft die Nase am Gitter oder am Kletterbaum. Ausserdem bekamen die Affen wahrscheinlich zuviel Nahrung, sodass sie vormittags noch keinen Hunger hatten, denn einige Tage später zeigten auch die beiden andern Tiere dasselbe Symptom, wenn auch nicht so hochgradig. Als sie jedoch abends weniger zu fressen bekamen, war es bei jenen gleich wieder vorbei; Nr. 2 arbeitete aber auch weiterhin unregelmässig.

Die Kurve ist bis zum 40. Versuchstag gezeichnet, hierauf wurden die Versuche noch 24 Tage fortgesetzt; viel kam hierbei nicht heraus, denn erstens wechselten die Resultate sehr stark und auch weiter waren nie mehr als 70 % der Versuche richtig. Immer zeigte sich eine grosse Vorliebe für rechts; manchmal bis über 90 %.

Wenn ich an einem Tage, wo der Affe nicht arbeiten wollte, die Bananenstücke durch Apfelstücke ersetzte, ging er bisweilen wieder an die Arbeit. Auch gaben anfangs die Tage, an denen Apfel verabreicht wurde ein besseres Resultat als die Tage mit Banane, wie aus folgenden Prozentsätzen hervorgeht. An den Tagen, an denen Apfel verwendet wurde, wählte das Tier z.B. in 82, 72, 64, 70 % der Fälle zuerst die positive Figur, während an den zwischen den vorigen liegenden Tagen, wo mit Banane gearbeitet wurde, der Affe sich nur in 58, 62, 70 und 56 % der Fälle zuerst für die positive Figur entschied. Als ich aber einige Tage lang Apfel gegeben hatte, machte es keinen Unterschied

mehr, ob ich mit Apfel oder Banane arbeitete. Als nach 63 Versuchstagen (d.h. also nach mehr als 3000 Versuchen) die Resultate noch immer ziemlich gleich blieben (in den letzten 5 Tagen waren 70, 82, 72, 58 und 68 % der Versuche richtig) wurde die Dressur dieses Affen aufgegeben.

Aus dem Verlauf des Experimentes ist ersichtlich, dass die schlechten Resultate nicht dadurch verursacht wurden, dass die Aufgabe für dieses Tier zu schwer war. Viel eher müsste man folgende Momente als die wesentlichen Ursachen des Misserfolges betrachten: Erstens wurde die Aufmerksamkeit des Tieres sehr leicht abgelenkt, zweitens war die Belohnung womöglich nicht gross genug (Apfel wirkte anfangs günstiger als Banane) und drittens galt vielleicht das Interesse des Affen in so starkem Masse den Klappen, dass er die Kartons mit den Figuren überhaupt nicht gewahrte oder sie wenigstens durchaus nicht beachtete. Diese letzte Tatsache mag uns erklären, weshalb er auf verriegelte oder unverriegelte Klappen dressiert werden konnte. Möglicherweise hätten wir mit diesem Tier bessere Resultate erzielt, wenn die Kartons statt über den Klappen auf denselben befestigt gewesen wären. Da ich jedoch hierfür den ganzen Apparat hätte ändern müssen, habe ich dies leider nicht untersuchen können. Schliesslich geht aus der starken Seitenstetigkeit des Tieres hervor, dass es in hohem Grade motorisch veranlagt war.

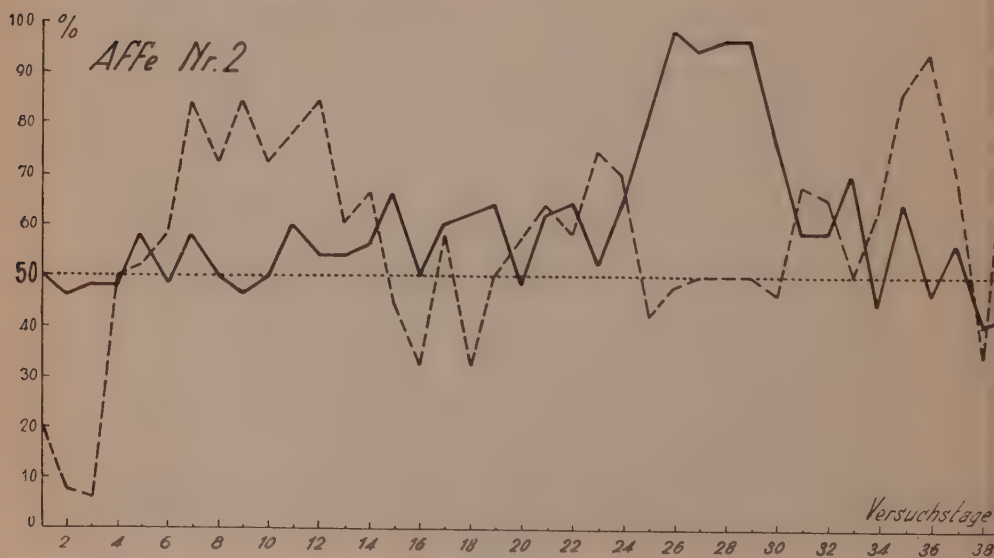


Abb. 2.

Affe Nr. 3 (♂).

Rotes Dreieck als positive Figur.

Dieser Affe war weitaus der scheueste der ersten drei; sogar wenn ich mich ausserhalb des Käfigs befand, getraute er sich anfangs nicht in meine Nähe. Späterhin wurde dies etwas besser und bisweilen kam er an mich heran um ein Stückchen Banane anzunehmen; bis zuletzt blieb er jedoch furchtsam.

Da die Affen 1 und 2 immer zuerst für die Experimente herangezogen wurden, reichte oft die Zeit nicht mehr dazu, alle 50 Versuche mit Nr. 3 zu erledigen. Schon am zweiten Tag ging Nr. 3, wenn er hinter der zuerst geöffneten Klappe Futter gefunden hatte, nicht mehr nach der zweiten Klappe. Auch setzte er sich am zweiten Tag schon nach jedem Versuch aus freien Stücken auf seinen Platz; liess ein Experiment zu lange auf sich warten, so äusserte er seine Ungeduld, indem er leise Klagelaute aussties. Niemals versuchte er das Holzbrett beim Herablassen aufzuhalten. In den ersten Tagen kletterte er meistens links auf das Sitzbrett und lief dann gewöhnlich zur rechten Klappe; wobei er dann immer an der linken Klappe vorbeilief ohne sie jedoch zu berühren. Beim Laufen hatte das Tier also eine Vorliebe für links, beim Oeffnen der Klappen eine Vorliebe für rechts. Am sechsten Tag wurde dies anders; fast ausnahmslos ging er nach der rechten Seite des Sitzbrettes und stiess dann auch die rechte Klappe auf; er tat dies aber einige Male so schnell, dass er das Bananenstück nicht sah und nach links weiterging. Diese Versuche bezeichnete ich dennoch als richtig. Zwischen- durch gab es einen Tag, an welchem die linke Klappe meistens zuerst geöffnet wurde (am achten Tag). Am zehnten Tag weigerte sich der Affe nach 4 Serien noch weiter zu arbeiten und in den nächsten Tagen wurde dies noch schlimmer. Da dies mit der Periode zusammentraf, in welcher auch die andern zwei Affen Schwierigkeiten boten, konnte man auch in diesem Fall auf Überfütterung des Tieres schliessen. Als abends weniger Nahrung verabreicht wurde, arbeitete er bald wieder ganz normal. Bevor er eine Klappe öffnete, streckte er oft die Nase vor bis dicht an die Klappe, alsob er riechen wollte, wo etwas hinter der Klappe läge; bei den Kontrollversuchen (hinter beiden Klappen Futter) zeigte sich hiervon jedoch nichts. Nach dem 14. Tag ergab sich plötzlich eine Vorliebe für die linke Klappe (am 18. Tag sogar 98 %). Um zu verhüten, dass auch dieser

Affe auf das Verriegeltsein der Klappen dressiert werden würde, liess ich beide Klappen stets unverriegelt. Um der starken Bevorzugung einer bestimmten Klappe schneller ein Ende zu machen gab ich dem Tier manchmal eine Serie, wobei es 7 oder 8 Mal die andere Klappe zu wählen galt. Es zeitigte jedoch keinen merkbaren Erfolg. Die Lernkurve wurde hierdurch natürlich zeitweise herabgedrückt. Vom 18. Tag an schaute er, bevor er die Wahl traf, immer von einer Figur zur andern.

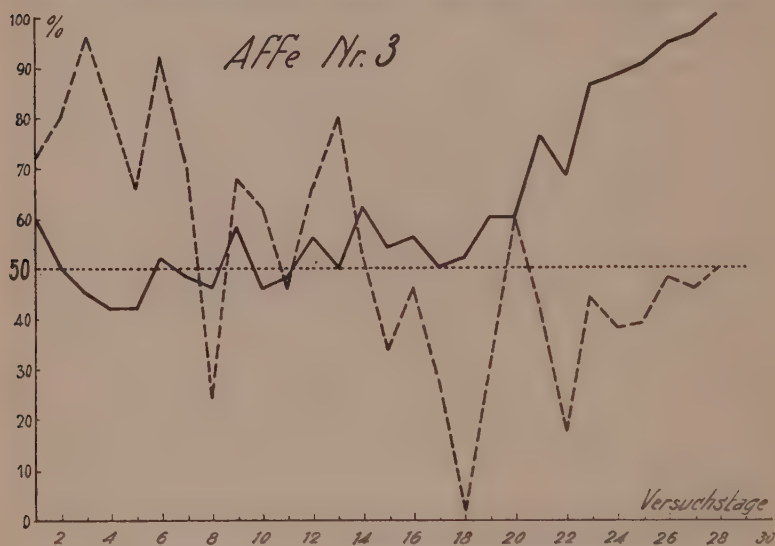


Abb. 3.

Dennoch blieb in den ersten Tagen noch eine Vorliebe für links erhalten. Die Wahl wurde mithin von zwei Momenten bestimmt und zwar von der Neigung immer die linke Klappe zu wählen und der ständig wachsenden Dressur auf die Figuren. Allmählich wurde die Wahl immer mehr mit Hinblick auf die Figuren getroffen. Bemerkenswert war es übrigens, dass der Affe gegen das Ende der Dressur viel mehr auf die negative als auf die positive Figur acht gab, sodass er den Eindruck machte hauptsächlich auf jene Figur dressiert worden zu sein (auf den blauen Kreis).

Betrachten wir nun den ganzen Dressurverlauf (Abb. 3), dann zeigt es sich, dass die Lernkurve in den ersten 20 Tagen zwischen 40 und 60 % schwankt, also genau was wir bei einer

gänzlich vom Zufall bestimmten Wahl zu erwarten haben. Nach dem 20. Tag stieg die Kurve regelmässig (bis auf eine Ausnahme) in 9 Tagen bis 100 %. Bis zum 23. Tag war die Vorliebe für eine bestimmte Klappe sehr gross und zwar vom 1. bis zum 15. Tag für die rechte und vom 15. bis zum 23. für die linke (hiervon gab es drei Ausnahmen). Die Vorliebe wechselte also bei weitem nicht so häufig die Richtung als bei den ersten zwei Affen.

Kein einziger der Kontrollversuche hatte Zunahme der Fehler zur Folge.

Affe Nr. 4 (♀).

Blauer Kreis positive Dressurfigur.

Das Benehmen dieser Äffin war dem von Nr. 1 sehr ähnlich. Schon vom ersten Tag an liess sie sich berühren. Das Einsperren ging sehr leicht, denn meistens ging sie schon hinein, bevor ich Futter in einen der Käfige gelegt hatte. Das Aufstossen der Klappen erlernte sie sehr bald, aber am nächsten Tage hatte sie es bereits wieder vergessen und mussten die Klappen wieder einige Male halbwegs geöffnet werden, bevor mit der eigentlichen Dressur ein Anfang gemacht werden konnte. Am ersten Tag zeigte sich schon gleich eine grosse Vorliebe für die linke Klappe. Das Versuchstier hatte nur geringes Interesse für den Apparat, sodass es wiederholt geschah, dass sie es nicht einmal bemerkte, wenn das Holzbrett emporgezogen worden war; indem ich dies dann etwas geräuschvoll hinterliess, wurde sie darauf aufmerksam gemacht. Ausser am zweiten Tag erhielt sich in den ersten 9 Tagen immerfort eine grosse Vorliebe für die linke Klappe (am dritten Tag sogar 100 %).

Von dem 5. Tag an wurde das Holzbrett nach einer falschen Wahl soviel wie möglich herabgelassen und auch wurden bisweilen Serien eingeschaltet, bei denen mehr als 5 mal pro Serie zu je 10 Versuchen die rechte Klappe gewählt werden sollte; hieraus ergab sich eine kleine Verbesserung der Resultate. Am 10. Tage wurde die rechte Klappe stark bevorzugt; danach war von ausgesprochener Seitenstetigkeit nicht mehr die Rede. Bisweilen lief das Tier an einer Klappe vorbei, aber ebenso oft an der falschen als an der richtigen. Am 8. Tag legte die Äffin sich einige Male nach dem Emporziehen des Holzbrettes gerade vor dem Sitzbrett der Länge nach auf den

Boden, schaute von einer Figur nach der andern und sprang erst dann auf das Sitzbrett; auch in den nächsten Tagen tat sie das noch häufig.

Die Lernkurve schwankte in den ersten 10 Tagen zwischen 50 und 60 %; seltsamerweise sank sie nie unter 50 %. Am 11. Tage stieg sie plötzlich von 60 (am 10. Tag) auf 92 % und auch in den nächsten Tagen erhielt sie sich über 90 %

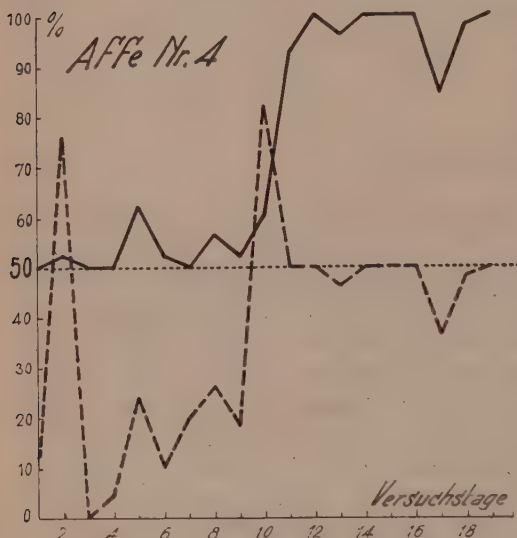


Abb. 4.

(siehe Abb. 4). Diese plötzliche Steigerung ist um so merkwürdiger, als zwischen dem zehnten und dem elften Versuchstag acht Tage vergingen, an denen überhaupt keine Versuche angestellt wurden. Zugleich mit dem Besserwerden der Resultate änderte sich auch das Verhalten des Tieres in starkem Masse. Nach jedem Experiment setzte sie sich nun sofort auf ihren Platz und blickte gespannt auf das Holzbrett. Kaum bewegte

sich dieses, so lief sie rasch auf den Apparat zu und zwar immer mit einem Bogen nach links, indem sie, anfangend in der Mitte des Käfigs, dicht am linken Drahtgitter entlang lief und dann wieder nach der Mitte des Sitzbrettes abbog. In den nächsten Tagen liessen sich mit diesem Affen, oft aus Zeitmangel, keine 50 Versuche erledigen. Die Kurve blieb bis auf eine Ausnahme immer über 90 %. Die üblichen Kontrollversuche vermehrten die Zahl der Fehler nicht und ausserdem wurde noch erprobt, ob, womöglich unbewusst, mit dem Holzbrett Zeichen gegeben wurden (etwas herablassen, wenn der Affe sich der falschen Klappe näherte). Dies war jedoch niemals der Fall.

Die Lernkurve zerfällt deutlich in zwei Teile; in den ersten 10 Tagen schwankt sie zwischen 50 und 60 % und hierauf setzt dann die plötzliche Steigerung ein, die sich auch weiterhin

erhält. Ausserdem ist es auffallend, dass gerade bei dieser Äffin, die anfangs dem Apparat viel weniger Interesse entgegenbrachte als die andern, später viele völlig fehlerfreie Tage vorkommen.

Affe Nr. 5 (♀).

Blauer Kreis positive Figur.

Niemals ging diese Äffin aus eigenem Antrieb in den kleinen Käfig um sich einsperren zu lassen; auch nicht wenn ich Futter hineinlegte. Da sie sich aber sehr leicht anfassen liess, bot das Einsperren dennoch keine grossen Schwierigkeiten. In den

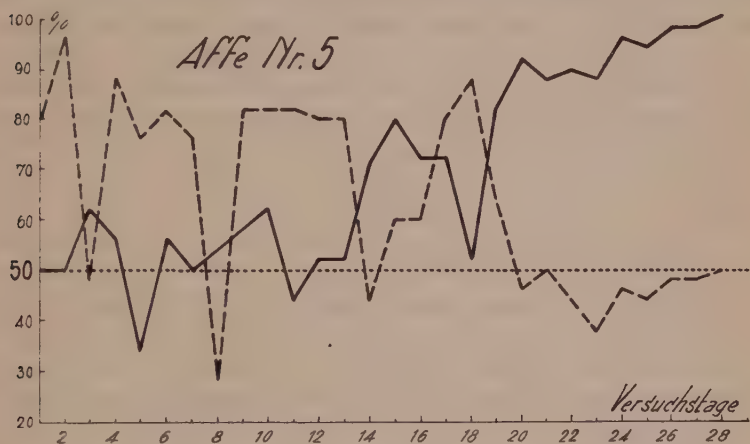


Abb. 5.

ersten Tagen hatte sie ungeheure Angst vor dem Holzbrett und sobald ich es etwas herabliess, lief sie laut schreiend davon. Später überwand sie ihre Angst jedoch vollständig und erwarb sich sogar eine grosse Geschicklichkeit im Aufhalten des Brettes.

Im allgemeinen bevorzugte dieses Tier in starkem Masse die rechte Klappe; nur an einem Tage (dem achten) wurde die linke weitaus am häufigsten gewählt. Nach dem 18. Tag war diese Vorliebe gänzlich verschwunden und wurden beide Klappen ungefähr gleich oft gewählt.

Vom 10. bis zum 19. Versuchstage konnten auch mit dieser Äffin oft keine 50 Versuche angestellt werden und zwischen jenen Tagen kamen oft solche vor, an denen überhaupt keine Experimente stattfinden konnten. Trotzdem setzte bei der Lern-

kurve, die bisher Schwankungen zwischen 34 und 62 % aufgewiesen hatte, seit dem 14. Tag eine Steigerung ein, obwohl die Linie hie und da noch starke Rückschläge zeigte (einmal sogar bis zu 52 %). Am 20. Tag überschritt die Kurve zum ersten Mal die 90 % Linie, aber es dauerte noch 8 Tage (nun wieder zu 50 Versuchen pro Tag) bis zum ersten Mal ein völlig fehlerfreier Tag vorkam. Dieser letzte Teil der Kurve zeigte im Gegensatz zum ersten einen sehr regelmässigen Verlauf.

Mit dieser Äffin liess sich nur ein sehr kleiner Teil der fortgesetzten Experimente anstellen, denn schon bald starb sie.

Wenn wir die Lernkurve als Ganzes betrachten, dann zeigt sich uns der erste Teil als sehr unregelmässig (siehe Abb. 5), bald ein Tag mit leidlichem Resultat, bald wieder ein Tag, an welchem nur in 50 % der Fälle oder noch weniger die Dressurfigur gewählt wurde. Am 19. Tag steigt die Kurve zum ersten Mal über die 80 % Linie hinaus und dann steigt sie allmählich weiter, bis am 28. Tag die 100 % ganz erreicht werden.

Affe Nr. 6 (♂).

Rotes Dreieck positive Figur.

Das Einsperren dieses Affen brachte grosse Schwierigkeiten mit sich; was ich auch versuchte, nichts half. Schliesslich liess ich ihn nur frei im Käfig umhergehen, während ich mit einem andern Affen beschäftigt war. Am ersten Tag ging es gut, denn der Affe beachtete das Tier, mit dem gearbeitet wurde durchaus nicht. Am zweiten Tag lief er aber schon mit und öffnete auch selbst die Klappen (Nachahmung braucht hierbei allerdings keine Rolle gespielt zu haben, weil das Tier den ganzen Käfig genau untersuchte und also aus Erfahrung gelernt haben kann, dass es hinter den Klappen Futter gab; auch mag es darauf aufmerksam geworden sein, weil es die andern Affen essen sah). Mit grosser Mühe gelang es endlich das Tier in einen Käfig zu treiben. Die andern Affen wurden jedoch durch diese Treibjagd so unruhig, dass sie anfangen viel schlechter zu arbeiten. Auch konnte ich ihn nicht anfassen, da er dann sofort sehr aggressiv wurde. Darauf versuchte ich es mit einem Halsband; in den ersten Tagen liess er sich das Band ziemlich leicht umlegen und er wurde dann oben auf den kleinen Käfigen mit einer Kette angebunden. Aber auch das Umlegen des Halsbandes wurde bald sehr schwer, denn der Affe sann auf Mittel,

womit er mir das Umlegen erschwerte (er drückte z.B. den Kopf steif gegen das Gitter). Wenn jedoch einmal das Halsband nur die Hälfte seines Halsumfanges berührte, widersetzte er sich nicht länger und verhielt sich weiter ruhig. Sehr oft wusste er dann das Halsband wieder loszumachen und man konnte von Neuem anfangen; auch galt es dafür Sorge zu tragen, dass er den Punkt, wo die Kette befestigt worden war, nicht erreichen konnte, denn sonst wusste er sie baldigst wieder zu lösen.

Vom Anfang an war er sehr zahm und schon bald setzte er sich mir auf die Schulter.

Da er in den ersten Tagen, als er nicht eingesperrt werden konnte, bereits ausfindig gemacht hatte, wie die Klappen sich öffnen liessen, konnte man sofort mit den Versuchen anfangen.

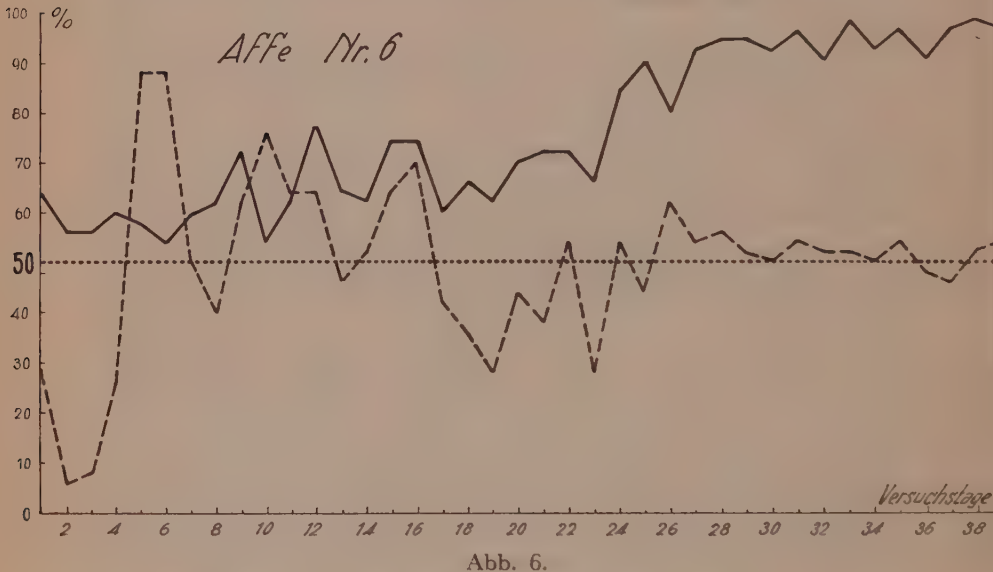
Schon sehr bald lernte er es, sich gleich nach einem Experiment wieder auf seinen Platz zu setzen (auf den kleinen Käfigen). Bevor das Holzbrett sich hob, musste er erst mit einem Bananenstück heruntergelockt werden; unterblieb dies, so kletterte er immer am Gitter entlang zum Apparat hin. Er blieb sich darin während der ganzen Dressurzeit gleich. Bei den Versuchen liess er sich oft von den Affen in dem andern Käfig ablenken; sie stiessen gegenseitig Laute aus und wurden manchmal sehr aggressiv. Bisweilen lief er vorübergehend rasch auf den Apparat zu und öffnete eine beliebige Klappe; von einer echten Wahl konnte dabei nicht die Rede sein, denn er ging immer zu derjenigen Klappe, die ihm am nächsten war. Er hatte grosse Angst vor dem Holzbrett, sowie dies sich nur einigermaßen bewegte, sprang er auf den Boden. Infolge dieser Angst geschah es wahrscheinlich, dass er nach einer falschen Wahl erst auf den Boden sprang, dann zum andern Ende des Apparates lief und hier wieder auf das Sitzbrett kletterte.

Bisweilen ereignete er sich, dass er sich beim Herablassen des Holzbrettes noch nicht des Bananenstückes hatte bemächtigen können (von meinem Platz aus war das schwer zu sehen). Bei dem nächsten Experiment lief er dann fast immer nach derselben Seite, wo er voriges Mal das Futter hatte zurücklassen müssen und untersuchte, wenn er dort kein Futter mehr antraf, den Behälter erst gründlich, bevor er zur andern Klappe ging.

Schon am ersten Versuchstag zeigte sich eine starke Seitenstetigkeit. Diese war in den ersten vier Tagen nach links gerichtet und schlug dann plötzlich ins Gegenteil um. Am 17. Tag

erfolgte dann wieder ein Umschwung; hiernach wurden aber schon bald beide Klappen etwa gleich häufig gewählt. Bis auf die ersten 2 Tage erledigte dieser Affe stets 50 Experimente pro Tag.

Die Lernkurve verläuft im Anfang sehr unregelmässig. Das schlechte Ergebnis des 10. Tages (54 %) erklärt sich mutmasslich aus dem Umstand, dass ich an diesem Tage das Tier lange Zeit herumhetzte, bevor es mir gelang es anzubinden; als er dann



später befreit wurde, war er noch sehr unruhig und dies beeinflusste seine Aufmerksamkeit bei den Versuchen stark.

Betrachten wir wieder die ganze Lernkurve (Abb. 6), so zeigt es sich, dass diese in 3 Teile zerfällt. Im ersten Teil, der vom 1. bis zum 12. Tag reicht, wurde bis auf eine einzige Ausnahme von 54 zu 64 % richtig gewählt. Merkwürdigerweise kommt dieser Prozentsatz nie unter 54; dies muss, wenigstens was die ersten Tage betrifft, auf Zufall beruhen; dieser erste Teil geht ganz allmählich in den zweiten über, der vom 12. bis zum 24. Tag reicht. In dieser Periode war immer ungefähr 70 % der Experimente richtig. Nach einer Übergangszeit von 3 Tagen folgt dann die dritte Periode, wo die Kurve zwischen 90 und 100 % schwankt. Die Kurve ist nur bis zum 40. Tag gezeichnet, aber erst am 48. Tag wurden die 100 % völlig er-

reicht; damals waren also fast 2400 Versuche mit dem Tier angestellt worden. Wir sehen bei diesem Tier also nicht ein allmähliches Ansteigen der Kurve; jedesmal bleibt die Linie tagelang auf derselben Höhe. Beim letzten Teil der Dressur bewirkte eine zehntägige Periode, in der keine Versuche angestellt wurden, keine Zunahme der Fehlerzahl.

Bei den Kontrollversuchen war es bei diesem Tier deutlich zu sehen, dass es bemerkte, wenn neue Kartons verwendet wurden. Es begab sich dann zögernd zum Apparat hin, beschnüffelte die Kartons und beleckte sie, schaute lange Zeit von links nach rechts und erst dann traf es nach langem Zaudern seine Wahl. Fehler machte es jedoch nicht und nach einigen Experimenten war sein Verhalten wieder normal. Als ich hierauf wiederum andere Kartons anbrachte, reagierte es nicht mehr auf die Neuigkeit. Ausser den Figuren selbst spielten dabei somit wahrscheinlich auch kleine Flecken und Risse eine Rolle, wenn sie auch für das Treffen der Wahl von wenig Bedeutung waren. Dies ist aber wohl ein starker Beweis für die Notwendigkeit von Kontrollversuchen mit neuen Kartons, denn es leuchtet ein, dass man sonst Resultate erzielen kann, die ganz falsch interpretiert werden könnten.

Affe Nr. 7 (♂).

Blauer Kreis positive Figur.

Dies war der zahmste von allen Affen, mit denen ich experimentierte. Das Einsperren ging denn auch sehr leicht. Als das Holzbrett zum ersten Mal emporgezogen wurde, öffnete er gleich selbst die Klappen, ohne auch nur einen Moment zu zaudern. Man wäre versucht hierbei an Nachahmung der andern Affen zu denken, denn das Tier war schon einige Tage in dem Käfig eingesperrt gewesen, bevor die Experimente angingen und es hatte also bereits oft gesehen, wie die andern Versuchstiere die Klappen aufstiessen. Dies braucht jedoch nicht so zu sein, denn auch im Käfig des zoologischen Gartens hatte es oft ähnliche Klappen (bloss viel grössere) öffnen müssen um dort von dem Innenkäfig in den Aussenkäfig zu gelangen. Auch mag der Zufall dabei einigermassen geholfen haben. Anfangs stiess er so behutsam gegen die Klappen, dass man kaum erkennen konnte, ob er die Klappe überhaupt berührt hatte. Es kostete immer viel Mühe ihn nach einem Versuch

wieder von dem Sitzbrett zu entfernen und ihn dazu zu bewegen an seinen Platz zurückzukehren. Dies war speziell der Fall, wenn die eingesperrten Affen aggressive Laute gegen ihn ausstießen; aus Angst getraute er sich dann nicht von dem Brett herunterzukommen und, wenn er sich endlich dazu entschloss, blieb er so weit wie möglich von den kleinen Käfigen entfernt. Allmählich wurde es ihm klar, dass die eingesperrten Affen ihm nichts tun konnten und daraufhin kam er freiwillig vom Sitzbrett herunter.

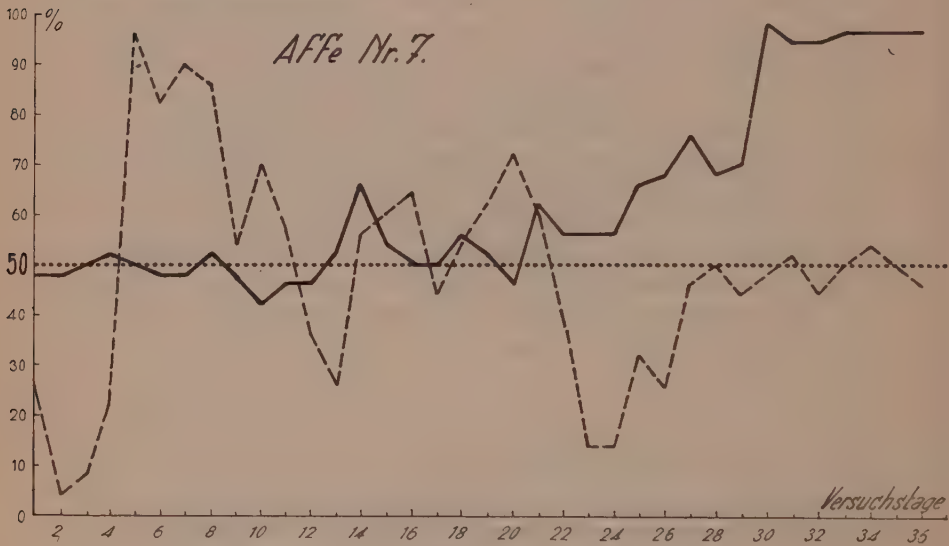


Abb. 7.

Fast vom ersten Tag an öffnete er, wenn die erste Wahl sich als richtig erwiesen hatte, nie die zweite Klappe auch noch. Liess ich nach einer falschen Wahl das Holzbrett herunter, so versuchte er immer wieder es in die Höhe zu schieben; was ihm bisweilen auch gelang. Bei diesem Tier hatte ich stark den Eindruck, dass es anfangs durchaus nicht auf die Figuren achtete, sondern, dass es auf einen regelmässigen Wechsel, linke Klappe, rechte Klappe, linke Klappe u.s.w. dressiert worden war; denn es machte immer dann die meisten Fehler, wenn es galt zweimal hintereinander dieselbe Klappe zu wählen; das zweite Mal war dann fast stets falsch.

In den ersten 4 Tagen bevorzugte dieser Affe deutlich die

linke Klappe, darauf kam eine Änderung; Tage mit einer Vorliebe für die rechte Klappe wechselten mit solchen an denen die linke und rechte Klappe wechselweise gewählt wurden. Nach dem 20. Tag kamen noch einige Tage mit ausgesprochener Vorliebe für links, worauf die Kurve sich schon bald der 50 % Linie nähert.

In den ersten 25 Versuchstagen zeigte sich von einer Dressur auf die Figuren keine Spur, ständig schwankte die Kurve zwischen 40 und 60 %; die ersten 15 Tage blieb sie sogar meistens unterhalb der 50 % Linie (vgl. Affe Nr. 6, wo die Kurve nie unter 54 % herabsank). Zwischen dem 15. und 25. Tag sind die Resultate der ersten Serien jedes Tages gewöhnlich besser als die der letzten, z.B. bei der ersten Serie (zu 10 Versuchen) 7 Versuche richtig, bei der zweiten 6, bei der dritten 6, bei der vierten 4 und bei der fünften 2. Ich habe nicht mit Bestimmtheit feststellen können, ob die Ursache hiervon war, dass das Tier gegen das Ende nicht soviel Hunger mehr hatte und deshalb weniger aufmerksam war. Als es nach dem 24. Tag anfang besser auf die Figuren achtzugeben trat diese Erscheinung nicht mehr auf.

Am 24. Tag wurde die positive Figur nur noch in 55 % der Fälle gewählt; in den nächsten Tagen besserten sich die Resultate in raschem Tempo, sodass schon am 30. Tag mehr als 90 % der Experimente fehlerfrei waren. Wiewohl zwischen dem 26. und 27. Versuchstag eine zehntägige Pause lag, ist das Ergebnis des letztern dennoch um 8 % günstiger als das des erstern. In dieser Zeit waren gerade die Resultate der letzten Serien jedes Tages oft besser als die der ersten, z.B. der Reihe nach 4, 6, 7, 7 und 10 richtige Versuche pro Serie. Nie hatte ich mit diesem Affen einen völlig fehlerfreien Tag; als er jedoch 4 Tage hintereinander nur 2 Fehler pro Tag machte, nahm ich an, dass er die Aufgabe bewältigt hätte. In den letzten Tagen geschah es, dass dieser Affe sich oft erst einige Zeit vor dem Dreieck hinsetzte ohne die Klappe zu berühren. Er schaute dann von einer Figur zur andern, lief darauf plötzlich nach der andern Seite und stiess die Klappe unterhalb des blauen Kreises auf; die Wahl war also richtig.

In der Lernkurve lassen sich deutlich 3 Teile erkennen (Siehe Abb. 7); der erste Teil verläuft nahezu horizontal; am 25. Tag fängt der zweite Teil an, wobei die Linie ziemlich regelmässig und schnell steigt bis über 90 %. Hierauf folgt dann der dritte Teil, wo die Linie wieder horizontal bleibt.

Auch dieser Affe bemerkte es sofort, als zu den Kontrollversuchen neue Kartons verwendet wurden; das erste Mal leckte und kratzte er lange Zeit an den Kartons herum, bevor er eine Klappe öffnete. Ebenso wenig wie Nr. 6 machte er jedoch Fehler.

Affe Nr. 8 (♀).

Blauer Kreis positive Figur.

Dieses Tier war sehr scheu und flüchtete sofort in einen kleinen Käfig, wenn ich in den grossen kam; mithin bot das Einsperren keinerlei Schwierigkeiten. Ihre grosse Scheu machte, dass es sehr lange dauerte, bis sie sich an den Apparat heranwagte um eine Klappe zu öffnen; immer wieder berührte sie sehr vorsichtig eine Klappe, zog dann gleich die Hand wieder zurück und sprang von dem Sitzbrett herunter. Das wiederholte sich mehr als 20 mal. Nach einer guten halben Stunde öffnete sie endlich zum ersten Mal eine Klappe. Als sie einmal die Angst überwunden hatte, lernte sie weiter sehr rasch. Sofort nach dem ersten Versuchstag arbeitete sie sehr flott und kehrte nach jedem Experiment gleich an ihren Platz zurück; nur äusserst selten kam es vor, dass sie mit einem Bananenstück zurückgelockt werden musste. Schon am 2. Tag erledigte sie eine Serie gänzlich fehlerfrei. Wurde nach einer falschen Wahl das Holzbrett herabgelassen, so lief sie beim Wiederholen dieses Versuches immer richtig, auch wenn unterdessen die Kartons einige Zeit lang ihren Augen entzogen gewesen waren. Bereits am 4. Tag waren über 70 % der Experimente richtig; die nächsten zwei Tage zeigten dann einen schwachen Rückgang, worauf die darauffolgenden Tage wieder viel günstigere Resultate ergaben. Zwischen dem 8. und 9. Versuchstag vergingen 10 Tage. Trotzdem war der Erfolg des 9. noch etwas besser als der des 8. Hingegen ergab der 10. Tag, der dem 9. unmittelbar folgte; ein viel ungünstigeres Resultat als der vorige. Auch hier zeigt es sich also wieder, dass eine Unterbrechung von einigen Tagen eher günstig als ungünstig wirkte.

Nach dem 10. Versuchstag war der Verlauf eines Experimentes meistens folgender: Wenn das Holzbrett emporgezogen worden war, blieb das Tier gewöhnlich noch einen Augenblick ruhig sitzen und blickte von einem Karton zum andern hin. Darauf ging es auf den Apparat zu, sprang meistens auf der Seite der

positiven Figur auf das Sitzbrett und schaute sich dann oft noch einmal die Kartons an, bevor es die Klappe öffnete. Letzteres tat es namentlich oft, wenn es bei einem der vorhergehenden Versuche einen Fehler gemacht hatte.

Betrachten wir nun sämtliche Ergebnisse, so zeigt es sich, dass es bei dieser Äffin kaum eine Vorliebe für eine bestimmte Klappe gab; nur an zwei Tagen wurde die linke Klappe weit häufiger gewählt als die rechte (Siehe Abb. 8). Die Lernkurve sinkt nie unter 54 % (an den beiden ersten Tagen war sogar 60 % der Experimente richtig) und steigt am 8. Tag schon über 90 %. Es dauert dann aber noch 9 Tage bis die 100 % völlig erreicht werden. Dieser Affe übertrifft in Lerngeschwindigkeit also alle andern bei weitem; nur Nr. 4 steht nicht weit zurück.

Genau wie Affe Nr. 6 und 7 bemerkte auch dieses Tier wenn zu den Kontrollversuchen neue Kartons angebracht wurden. Das erste Mal, dass sie verwendet wurden, beleckte sie sie wohl 5 Minuten lang und probierte sogar Stücke abzureissen. Der zweite Versuch verlief jedoch wieder normal. Es fällt auf, dass nur die letzten 3 Affen auf neue Kartons reagierten. Das mag sich aus der Tatsache erklären, dass die Kartons durch die längere Benutzung allmählich mehr kleine Merkmale (Flecken und Risse) bekommen hatten.

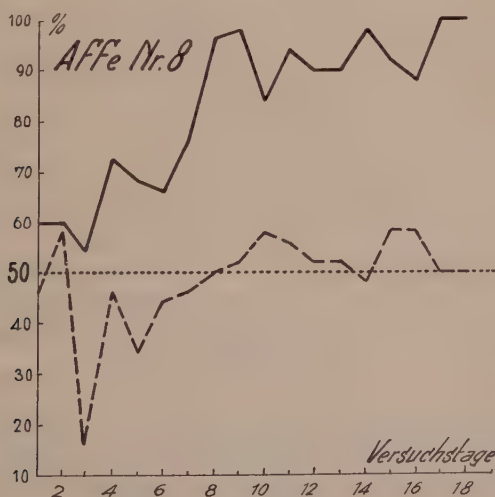


Abb. 8.

IV. B. BESPRECHUNG DER RESULTATE DER DRESSURVERSUCHE

Wenn wir sämtliche Lernkurven der Affen betrachten, so sehen wir, dass diese nur ausnahmsweise unter die 50 % kommen. Wenn die Affen meistens die Klappe gewählt hätten, hinter der sie voriges Mal Futter angetroffen hatten, dann müssten die Tagesprozentsätze viel niedriger sein (in dem Fall wären in einer Serie von 10 Versuchen nur 2 Wahlen richtig gewesen). Diese Erscheinung, die Prof. BUYTENDIJK „*répétition d'endroit*“ nennt, trat bei meinen Affen offenbar nicht auf.

Aus den Kurven geht deutlich hervor, dass man bei der Dressur der Affen drei Typen unterscheiden kann:

Typus I.

Nachdem die Kurve zuerst einige Zeit um die 50 % Linie geschwankt hat, steigt sie ganz allmählich, bis die Dressur vollendet ist. Schematisch dargestellt zeigt diese Kurve den Typus I von Abb. 9.

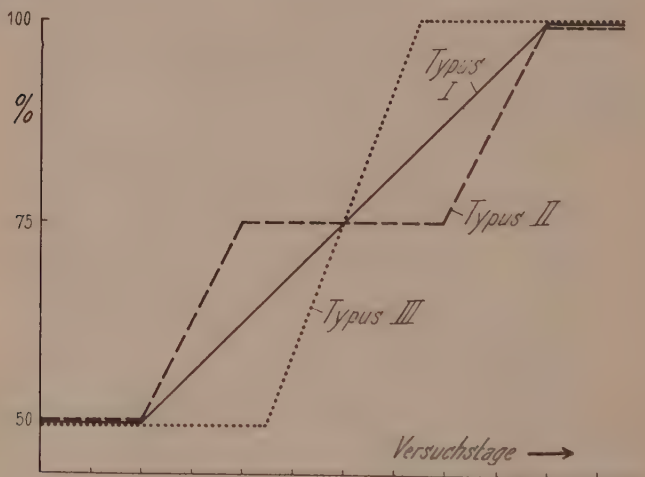


Abb. 9.

Typus II.

Nachdem die Kurve einige Zeit zwischen 40 und 60 % geschwankt hat, erfolgt eine rasche Steigung, etwa bis zu 75 %; auf dieser Höhe erhält sie sich dann einige Zeit (Plateau) und steigt darauf wieder plötzlich bis zu 100 % (Abb. 9, Typus II).

Typus III.

Hier steigt die Kurve, nachdem sie einige Zeit zwischen 40 und 60 % geschwankt hat, sehr rasch bis zur Maximalhöhe (Abb. 9, Typus III).

Selbstverständlich lassen die Kurven sich nicht ganz genau nach diesen drei Typen einteilen, sondern es gibt auch solche, die gleichsam einen Übergang zwischen den Typen bilden.

Beispiele eines Dressurverlaufs nach Typus I sind die mit den Affen I, III und VI erzielten Resultate, nach Typus II lernten die Affen V und VII, während IV den dritten Typus vertritt. VIII bildet einen Übergang zwischen den Typen II und III. Der Dressurverlauf von Affe Nr. II entspricht am meisten Typus I, freilich mit einer sehr langsamen Zunahme. Da jedoch die Dressur auf die Figuren nicht beendet wurde, kann

TABELLE II

Affe Nr.	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Scheuheit	-	+	+	-	-	-	-	+
Lerntypus	I	I?	I	III	II	I	II	II-III
Seitenstetigkeit	±	+	+	+	+	+	+	-
Einfluss v. neuen Kartons	-	?	-	-	-	+	+	+
Versuchstag, an welchem die Kurve zum ersten Mal die 75% Linie überschritt	16	?	21	11	15	12	27	7
Versuchstag, an welchem die Kurve zum ersten Mal die 95% Linie überschritt	22	?	27	12	24	31	30	8
Anzahl Versuchstage bis zum Anfang der Kontrollversuche	32	?	29	19	28	48	36	18
Positive Figur	r.D.	b.K.	r.D.	b.K.	b.K.	r.D.	b.K.	b.K.

man diesen Affen besser ausser Betracht lassen. (Der hohe Gipfel in der Kurve hat mit Dressur auf die Figuren nichts zu tun (siehe Seite 22).)

Der Unterschied zwischen den Tieren ist nicht nur gross was den Lerntypus betrifft, sondern auch was die Lerngeschwindigkeit anbelangt; so erzielte Nr. VI erst am 31. Versuchstag zum ersten Mal ein Resultat, wobei die Wahl um mehr als 95 % richtig war, während dies bei Nr. VIII schon am 8. Tag der Fall war.

In Tabelle II sind folgende für die Dressur wichtige Momente zusammengefasst: die Lerngeschwindigkeit, der Lerntypus, die Scheuheit, das Ersetzen der alten Kartons durch neue, die positive Figur und das Auftreten von Seitenstetigkeit.

In dieser Tabelle bedeutet +: scheu, stark entwickelte Seitenstetigkeit, merkbarer Einfluss von neuen Kartons; - heisst: nicht scheu, keine oder fast keine Seitenstetigkeit, kein merkbarer Einfluss von neuen Kartons; \pm deutet eine Zwischenstufe zwischen + und - an. r.D. heisst rotes Dreieck, b.K. blauer Kreis.

Aus dieser Tabelle geht hervor:

1. Es existiert keinerlei Zusammenhang zwischen Scheuheit und Lerngeschwindigkeit.

2. Es existiert vielleicht ein gewisser Zusammenhang zwischen Lerntypus und Lerngeschwindigkeit. Bei den Affen, die gänzlich oder teilweise nach Typus III lernen, ist die Dressur zuerst beendet. Diesem Lerntypus entspricht dasjenige, was K. BÜHLER ein Aha-Erlebnis nennt, während Lerntypus I der üblichen Lernkurve entspricht, sowie wir sie z.B. oft bei Hühnern antreffen.

Obwohl das Aha-Phänomen sich nicht leugnen lässt, ist es sehr unwahrscheinlich, dass von einem Aha-Erlebnis die Rede sein kann, d.h. von einer sich plötzlich bahnbrechenden Einsicht, wie BÜHLER sich dies denkt. Wir dürfen nämlich nie die Tatsache ausser Acht lassen, dass bei Verwendung komplexer Reize immer die Möglichkeit gegeben ist, dass das Tier auf Bestandteile des Komplexes und nicht auf dessen totale Gestalt reagiert. Die Frage, woher es in jedem Fall kommt, dass ein bestimmtes Merkmal die Aufmerksamkeit zieht oder nicht, lässt sich nicht entscheiden, aber wahrscheinlich hängt es eng damit zusammen, dass es der instinktiven Veranlagung des

Tieres mehr oder weniger adäquat ist. Dasjenige Merkmal, das die Aufmerksamkeit fesselt, verdrängt die andern Merkmale und deshalb rufen letztere keine Assoziation mit dem Futter hervor.

Wenn nun diese (unbewusste) Wahl zuerst von einem Merkmal bestimmt wird, das bei der Dressur keine Rolle spielt, so kann die Dressur erst dann Resultate erzielen, wenn die Aufmerksamkeit des Tieres, aus irgend einem Grunde, einem gerade für die Dressur wesentlichen Merkmal zugewandt wird. Dies kann manchmal ganz plötzlich erfolgen und es ist klar, dass hierbei von Einsicht nicht die Rede zu sein braucht.

Die Typen I und II zeigen, was die Lerngeschwindigkeit betrifft, keinen grossen Unterschied (beim Lernen nach Typus I durchschnittlich 36 und beim Lernen nach Typus II durchschnittlich 32 Versuchstage). Man dürfte annehmen, dass mit den nach Typus II lernenden Affen früher das erwünschte Resultat erzielt worden wäre; dass dies nicht der Fall war, kommt daher, dass es bei diesen Affen sehr lange dauerte bis die erste Steigerung einsetzte.

3. Der Affe Nr. VIII, bei dem keine Seitenstetigkeit auftrat, lernte am schnellsten von allen Versuchstieren. Es leuchtet ein, dass starke Seitenstetigkeit die Lerngeschwindigkeit hemmt.

4. Mit den Affen, bei denen der blaue Kreis als positive Figur galt, wurde das erwünschte Ziel durchschnittlich schneller erreicht als mit den Affen, bei welchen das rote Dreieck als positive Figur verwendet wurde. Die Affen, bei denen das rote Dreieck positive Figur war, brauchten eine längere Zeit um das Ziel zu erreichen, weil sie alle nach Typus I lernten; die Affen mit dem blauen Kreis als positive Figur dagegen lernten nach Typus II oder III. Es kommt mir sehr unwahrscheinlich vor, dass es wirklich einen Zusammenhang geben sollte zwischen Lerntypus einerseits und Form und Farbe der positiven (oder negativen) Figur andererseits; es handelt sich hier mutmasslich um ein Zufallsmoment.

Jedenfalls geht hieraus hervor, dass rot keine anziehende Wirkung auf die Affen ausübt (sowie es bei kleinen Kindern der Fall sein soll).

V. ANALYSE DER DRESSURERGBNISSE DURCH VERÄNDERUNG UND TEILUNG DES FORM-FARBE-KOMPLEXES

Nach Beendigung der obenbeschriebenen Dressur und nachdem also die Affen in 96–100 % der Versuche immer die positive Figur wählten, wurde mit der Analyse der Dressurergebnisse ein Anfang gemacht (siehe für die Methodik Seite 14). Hierbei wurde in einer oder auch in beiden Figuren etwas geändert, es sei in der Form oder in der Farbe, oder auch wohl in beiden.

Bei den Farben wurde ausser rot und blau auch grün verwendet, während als Figuren ausser dem gleichseitigen Dreieck und dem Kreis auch ein Rechteck, ein Oval und ein rechtwinkliges Dreieck benutzt wurden. Es zeigte sich dabei, dass ausser der Form selbst auch die Eckigkeit (das Geradlinige) bzw. die Rundheit (das Rundlinige) der Figuren die Wahl mitbestimmte.

Ich bespreche jetzt zuerst der Reihe nach die Resultate aller Versuchstiere mit je einer Figurenverbindung und dann will ich noch einige Probleme ausführlicher erörtern.

Bei den ersten Versuchskombinationen wurde erforscht ob, bei einer Teilung des Form-Farbe-Komplexes der positiven und der negativen Figur, die Versuchstiere auf die Komponenten dieses Komplexes reagierten. Wie bereits bei der Methodik erwähnt, wurden mit jeder neuen Kombination 50, auf 2 Versuchstage verteilte Experimente angestellt.

I. Wählen die Affen immer die positive Dressurfarbe, wenn diese, zwar getrennt von den Dressurformen, doch als Gegenstück zur negativen Dressurfarbe dargeboten wird und wo nicht, gibt es dann überhaupt irgend welche Vorliebe für die positive Dressurfarbe?

Als erste Kombination nahm ich eine ganz rote Karte mit einer ganz blauen. (Kombinationsnummer 1). Hierbei waren also erstens die ursprünglichen Formen (rotes Dreieck und blauer Kreis) gar nicht mehr vorhanden und zweitens hatte sich das Totalbild völlig geändert, weil der weisse Hintergrund fehlte. Die Affen zeigten sich, wie überhaupt bei jeder neuen Kombination, heftig erstaunt. Sie schauten erst einige Zeit von einer Karte zur andern und gingen dann zögernd

auf den Apparat zu. Auch dann wählten die Affen gewöhnlich noch nicht gleich, sondern sie fingen erst an die Kartons zu belecken und kleine Stücke davon abzureissen. Wenn einige Male mit der neuen Kombination gearbeitet worden war, wurde ihr Benehmen wieder normal. Die Resultate dieser ersten Kombination waren, was die Affen betrifft, bei denen während der Dressur das rote Dreieck als positive Figur verwendet worden war, sehr verschieden; die rote Karte wurde nämlich von Nr. I in 56 %, von Nr. III in 70 % und von Nr. VI in 80 % der Versuche gewählt. Die Resultate der Affen, die mit dem blauen Kreis als positive Figur gearbeitet hatten, stimmen besser überein. Die blaue Karte wird von Nr. IV. in 64 %, von Nr. V in 60 %, von Nr. VII in 64 %, von Nr. VIII in 68 % der Fälle gewählt. Immer begegnen wir also einer, sei es auch manchmal nur geringen Vorliebe für die Karte mit der Farbe der positiven Dressurfigur.

Diese Vorliebe wurde jedoch bei den meisten Affen viel grösser, als ich als nächste Kombination ein rotes Rechteck mit einem blauen Rechteck nahm (Kombinationsnummer 2.); beide auf weissem Grund. Hierdurch wurde also die Ähnlichkeit mit der Dressurkombination viel grösser, wenn ich auch zwei ganz neue (und also neutrale) Figuren verwendete. Die Ergebnisse waren nun folgende: Nr. I wählt in 94 %, Nr. III in 92 %, Nr. VI in 80 %, Nr. IV in 74 %, Nr. V in 64 %, Nr. VII in 72 % und Nr. VIII in 68 % der Versuche das Rechteck mit der Farbe der positiven Dressurfigur (siehe Tabelle III).

TABELLE III

Affe Nr.				Kombinations- nummer				
	I	III	VI		IV	V	VII	VIII
¹⁾ rKa-bKa	56	70	80	1	bKa rKa	64	60	64 68
rR-bR	94	92	80	2	bR-rR	74	64	72 68

Nur bei Nr. VI und Nr. VIII ist das Resultat sich gleich geblieben, während die Steigerung bei Nr. I ausserordentlich gross ist (von 56 auf 94 %).

¹⁾ In den Tabellen bedeutet r: rot; b: blau; g: grün; u: ungefärbter Umriß; Ka: Karte; R: Rechteck; O: Oval; D: Dressurdreieck; Kr: Kreis; Dg: Dressurdreieck, gedreht (Spitze unten); Dl: rechteckiges Dreieck, lange Kathete horizontal; Dk: rechteckiges Dreieck, kurze Kathete horizontal; B: Blancokartons.

Als dritte Kombination benutzte ich wiederum eine rote und eine blaue Figur, aber jetzt zwei Ovale. Man dürfte nun dasselbe Resultat erhoffen als bei der vorhergehenden Kombination; dies trifft jedoch nicht immer zu. Einige Affen erzielten im Vergleich mit der vorigen Kombination ein besseres, andere hingegen ein schlechteres Resultat (siehe Tabelle IV).

TABELLE IV

Affe Nr.	I	III	VI	Kombinations- nummer		IV	V	VII	VIII
rR-bR	94	92	80	2	bR-rR	74	64	72	68
rO-bO	82	88	84	3	bO-rO	64	72	72	70

Vielleicht lassen sich diese Unterschiede folgenderweise erklären: Wenn das Tier seine Aufmerksamkeit gänzlich oder doch grösstenteils (freie Wahl der Merkmale!) auf den Karton mit der Figur in der positiven Dressurfarbe richtet, so ist es möglich, dass, wenn man das Rechteck durch ein Oval ersetzt, die Affen für welche ein rotes Dreieck als positive Figur galt, jetzt weniger oft die rote Figur wählen. Wenn man nämlich das Rechteck durch ein Oval ersetzt, geht ein Merkmal verloren und zwar die Eckigkeit (das Geradlinige). Die neue Figurkombination hat also für die Affen weniger Übereinstimmung mit der ursprünglichen Dressurkombination als diejenige, die zusammengesetzt war aus einem roten und einem blauen Rechteck und dies mag der Grund sein, weshalb die Tiere weniger oft die Figur mit der positiven Dressurfarbe wählen. Falls die Wahl bloss von der Farbe bestimmt werden würde, so würde ein Ersetzen von Rechteck durch Oval die Wahl nicht beeinflussen.

Bei den Affen mit dem blauen Kreis als positive Dressurfigur wird man, wenn man die Rechtecke durch Ovale ersetzt, in obenerwähntem Falle gerade erwarten dürfen, dass die Tiere häufiger die Figur mit der ursprünglichen Dressurfarbe wählen, weil diese nun mehr Übereinstimmung mit der positiven Dressurfigur zeigt.

Wenn der Affe jedoch seine Aufmerksamkeit hauptsächlich oder ganz der Figur mit der Farbe der negativen Dressurfigur zuwendet, so wird das Resultat in beiden obenerwähnten Fällen gerade ein entgegengesetztes sein müssen. Achten wir nämlich bloss auf die negative Karte, dann zeigt diese, nachdem das blaue Rechteck durch ein blaues Oval ersetzt wurde, (für die

Affen mit dem roten Dreieck als positive Figur) mehr Ähnlichkeit mit der negativen Dressurfigur (blauem Kreis) und diese Figur wird also mehr abstossend wirken.

Wenn man aber bei den Affen mit dem blauen Kreis als positive Figur, das rote Rechteck durch ein rotes Oval ersetzt, so stimmt diese Karte weniger mit der negativen Dressurfigur überein (rotem Dreieck) und diese wird mithin auch weniger abstossend wirken.

Bleiben sich die Ergebnisse mit diesen zwei Kombinationen bei einem Tier gleich, dann kann dies daher kommen, dass die positive und die negative Figur bei dem Bestimmen der Wahl eine gleich bedeutende Rolle spielen, oder auch daher, dass das Eckig- oder Nichteckigsein der Figuren die Wahl nicht beeinflusst. Die Schlussfolgerungen, zu denen man in dieser Weise gelangt, entsprechen jedoch nicht immer den mit andern Kombinationen erzielten Resultaten.

II. Wählen die Affen die positive Dressurform, wenn diese, zwar getrennt von den Dressurfarben, aber neben der negativen Dressurform dargeboten wird und wo nicht, gibt es dann überhaupt irgend welche Vorliebe für die positive Dressurform?

In den folgenden zwei Kombinationen erforschte ich alsdann den Einfluss, den die Form der Figuren auf das Treffen der Wahl hatte. Als erste Kombination verwendete ich hierzu ein Dreieck und einen Kreis, von denen nur der Umriss mit einer schwarzen Linie gegeben war. Da die farbigen Flächen fehlen, ist das Wahrnehmungsbild ein ganz anderes als bei der Dressurkombination (für die Versuchstechnik siehe Seite 14). Man darf somit annehmen, dass die Affen nur eine geringe oder überhaupt keine Vorliebe für die Dressurform zeigen werden. Révész (35), der dasselbe Problem studiert hat, schliesst aus seinen Resultaten, dass die Versuchstiere die Dressurform auch dann stark bevorzugen, wenn bloss die Umrisse gezeigt werden. Da er jedoch nicht angibt, wieviele negative Figuren er verwendet hat, ist es nicht möglich dieses Urteil nachzuprüfen.

Die Resultate mit meinen Affen waren: Nr. I wählt in 58 %, Nr. III in 46 %, Nr. VI in 68 %, Nr. IV in 64 %, Nr. V in 54 %, Nr. VII in 62 % und Nr. VIII in 50 % der Versuche den Karton mit dem Umriss der positiven Dressurfigur. Eine starke Vorliebe zeigt sich hier mithin nirgends; bei einigen Affen

wird die Wahl sogar gänzlich vom Zufall bestimmt. Bei diesen Affen zeigte sich manchmal wieder dieselbe Erscheinung als beim Anfang der Dressur, nämlich die Seitenstetigkeit. Auch bei einigen andern Kombinationen wiederholte sich später diese Erscheinung. Dass das Versuchstier ständig eine bestimmte Klappe wählt, kommt wahrscheinlich daher, dass es bei der betreffenden Kombination nicht imstande ist seine Wahl visuell zu bestimmen. Bei den zwischendurch angestellten Versuchen mit der Dressurkombination wurde jedoch immer richtig gewählt.

TABELLE V

Affe Nr.	I	III	VI	Kombinations- nummer		IV	V	VII	VIII
uD-uKr	58	46	68	4	uD-uKr	64	54	62	50
gD-gKr	68	66	90	5	gKr-gD	78	72	78	70

Bei der nächsten Kombination wurden die blossen Umrisse wieder ersetzt durch farbige Figuren; um jedoch jeden Einfluss von den Farben der Dressurkombination zu vermeiden, waren Dreieck und Kreis beide grün. So wie man es sich denken konnte, zeigten jetzt alle Affen, weil ja die Übereinstimmung mit der Dressurkombination viel grösser war (farbige Flächen mit der Form der Dressurfiguren auf weissem Grund), eine viel stärkere Vorliebe für die Dressurform.

Die Ergebnisse waren: Nr. I wählt in 68 %, Nr. III in 66 %, Nr. VI in 90 %, Nr. IV in 78 %, Nr. V in 72 %, Nr. VII in 78 % und Nr. VIII in 70 % der Versuche die Dressurform (siehe Tabelle V), sodass bei sämtlichen Affen, im Vergleich zur vorigen Kombination, eine Steigerung von mindestens 10 % nachzuweisen ist.

III. Was beeinflusst bei einer neuen Kombination die Bestimmung der Wahl stärker, die ursprüngliche Dressurfarbe oder die ursprüngliche Dressurform?

Vergleicht man nun die Resultate von Nr. 5 der Reihenfolge, wobei die Wahl nur durch die Form bestimmt werden konnte (beide Figuren sind grün), mit denen bei welchen es nur nach der Farbe zu wählen galt (beide Figuren haben dieselbe Form), dann kann man hieraus schliessen, was die Wahl stärker be-

einflusste, die Form oder die Farbe (siehe Tabelle VI). Aus dieser Tabelle geht hervor, dass für Nr. I und III die Farbe der bedeutendere Faktor ist, für Nr. VI, V, IV und VII die Form, während für Nr. VIII beide Faktoren gleich wichtig sind. Das wurde nun in einer folgenden Kombination eingehender geprüft und zwar dadurch, dass die Form der positiven Figur die Farbe der negativen erhielt und umgekehrt. Diese Kombination bestand also aus einem blauen Dreieck mit einem roten Kreis. Auch hieraus lässt sich schliessen welcher Faktor den stärkeren Einfluss auf die Bestimmung der Wahl hat.

Nr. I wählte jetzt in 38 %, Nr. III in 14 %, Nr. VI in 64 %, Nr. IV in 62 %, Nr. VII in 38 % und Nr. VIII in 50 % der Fälle nach der Form. Wann man diese Zahlen von 100 abzieht, erhält man den Prozentsatz der nach der Farbe getroffenen Wahlen. Ausser bei Nr. VII entsprechen diese Ergebnisse ziemlich genau den obenerwähnten Schlussfolgerungen (Tabelle VI).

TABELLE VI

Affe Nr	I	III	VI	Kombinations- nummer		IV	V	VII	VIII
rR-bR	94	92	80	2	bR-rR	74	64	72	68
rO-bO	82	88	84	3	bO-rO	64	72	72	70
gD-gKr	68	66	90	5	gKr-gD	78	72	78	70
bD-rKr	38	14	64	6	rKr-bD	62	×	38	50

IV. Spielt das Eckige, das Geradlinige (bezw. das Runde oder das Rundlinige) der Figuren eine wesentliche Rolle beim Treffen der Wahl?

Wenn man die Resultate der Wahl nach der Form (grüner Kreis zusammen mit grünem Dreieck) mit denen der Wahl nach der Farbe vergleicht (rotes Rechteck zusammen mit blauem Rechteck oder rotes Oval zusammen mit blauem Oval), so wird man am ehesten einen richtigen Einblick in das Verhältnis dieser beiden Einflüsse auf die Bestimmung der Wahl bekommen, wenn man für die Wahl nach der Farbe den Durchschnitt nimmt von dem mit beiden Rechtecken und dem mit beiden Ovalen erzielten Resultat.

Es ist nämlich möglich, dass auch die Tatsache, dass die Figuren eckig (geradlinig) oder rund sind, die Wahl beeinflusst. Wenn nun ein Versuchstier seine Aufmerksamkeit speziell

einer der beiden Figuren (durch die Farbe dazu bestimmt) zuwendet, so ist es denkbar, dass, wenn die Figur dieser Farbe auch in ihrer Form mehr mit der Dressurfigur übereinstimmt, eben dadurch die anziehende oder abstossende Wirkung dieser Figur stärker wird. Die Wahl wird dann also nicht ausschliesslich von der Farbe bestimmt und man erhält mithin eigentlich einen zu hohen Prozentsatz für die Wahl der in Farbe mit der positiven Dressurfigur übereinstimmenden Figur. Ist hingegen die Figur eckig und die gleichfarbige Dressurfigur rund oder umgekehrt, so kann dies gleichfalls wieder zur Folge haben, dass man einen zu niedrigen Prozentsatz herausbekommt (siehe Seite 42).

Dies alles wird jedoch dadurch noch komplizierter, dass bei manchen Affen das Eckige oder Runde nicht notwendigerweise eine Rolle spielt bei dem Bestimmen der Wahl und zweitens dadurch, dass z.B. die Eckigkeit der Figur die Wahl der Figur mit einer bestimmten Farbe fördert, jedoch das nicht-eckig-sein die Wahl nicht in ungünstigem Sinne beeinflusst (beide Fälle im Vergleich mit einer lediglich nach Farbe getroffenen Wahl.)

Obiges erklärt auch, weshalb die mit den beiden Rechtecken und mit den beiden Ovalen erzielten Resultate manchmal so grundverschieden sind. Zur Verdeutlichung des Ganzen veranlassten mich die erreichten Resultate manchmal noch eine oder mehrere Kombinationen einzuschalten; an den Affen, bei denen ich die Experimente schon beendet hatte, konnten diese Kombinationen leider nicht mehr erprobt werden.

So verwendete ich für Nr. VI, VII und VIII, um den Einfluss der Eckigkeit oder Rundheit genauer zu studieren, noch folgende zwei Kombinationen: Erstens ein rotes Rechteck mit einem blauen Oval, und zweitens ein rotes Oval mit einem blauen Rechteck (Nr. 3a und 3b der Reihenfolge). Spielt nämlich die Eckigkeit eine Rolle, so muss die Kombination rotes Rechteck mit blauem Oval ein besseres Resultat ergeben als die Kombinationsnummern 2 und 3 (rotes Rechteck mit blauem Rechteck und rotes Oval mit blauem Oval), während man bei der Kombination von rotem Oval mit blauem Rechteck ein schlechteres Resultat erzielen muss. In der Kombination von rotem Rechteck mit blauem Oval stimmen ja beide Figuren in Eckigkeit, beziehungsweise Rundheit mit der Dressurkombination (rotem Dreieck und blauem Kreis) überein, bei der Kombination von rotem Oval und blauem Rechteck ist dies

hingegen bei keiner der beiden Figuren der Fall. Die Nummern 2 und 3 der Reihenfolge bilden eine Zwischenstufe, denn dabei stimmt eine der beiden Figuren in dieser Hinsicht mit der Dressurkombination überein.

TABELLE VII

Affe Nr.	I	III	VI	Kombina- tionsnummer		IV	VII	VIII	Kombina- tionsnummer
rR-bO			92	3a		bO-rR	82	92	3a
rR-bR	94	92	80	2		bO-rO	64	72	3
rO-bO	82	88	84	3		bR-rR	74	72	2
rO-bR			56	3b		bR-rO	52	76	3b

Die mit der Kombination von rotem Rechteck mit blauem Oval erzielten Resultate waren folgende: Nr. VI trifft in 92 %, Nr. VII in 82 % und Nr. VIII in 92 % der Fälle seine Wahl nach der Farbe der positiven Dressurfigur, während diese Farbe in der Kombination von blauem Rechteck mit rotem Oval von Nr. VI in 56 %, von Nr. VII in 52 % und von Nr. VIII in 76 % der Versuche gewählt wurde (siehe Tabelle VII).

Vergleichen wir diese Ergebnisse mit denen der Nummern 2 und 3 (Tabelle VII), dann zeigt es sich, dass diese Ergebnisse mit einer Ausnahme (die 76 % von Nr. VIII) unseren Erwartungen entsprechen; die Kombination 3a ergibt nämlich ein günstigeres und die Kombination 3b ein ungünstigeres Resultat als die Kombinationen 2 und 3.

Die Ursache dieser einzigen Abweichung ist, wenn wir dieses Resultat mit den bei andern Kombinationen erzielten vergleichen, nicht nachweisbar. Wenn wir z.B. das Ergebnis von Kombination 3a vergleichen mit demjenigen von Kombination 3, dann geht hieraus deutlich hervor, dass die negative Figurform ganz entschieden eine Rolle spielt beim Treffen der Wahl (Tabelle VII); dasselbe wird sich auch in einigen folgenden Kombinationen zeigen (z.B. bei Nr. 10, 11 und 12). Wenn wir also in Erwägung ziehen, welche Bedeutung die negative Figurform für die Bestimmung der Wahl hat, so dürften wir annehmen, dass die Kombination 3b ein ungünstigeres Resultat ergeben würde als die Kombination 2, denn die Figur mit der Farbe der positiven Dressurfigur ist in beiden Fällen dieselbe (blaues Rechteck), während die Figurform mit der negativen Dressur-

farbe in 3b mehr von der ursprünglichen abweicht als in der Kombination 2.

V. Erkennt ein Affe eine Dressurfigur wieder in einer neuen Kombination?

a. wenn die zweite Figur die Farbe der Dressurkombination behält, in der Form jedoch von dieser abweicht?

Als erste Kombination verwendete ich für die auf ein rotes Dreieck als positive Figur dressierten Affen ein rotes Dreieck mit einem blauen Dreieck; für die auf einen blauen Kreis als positive Figur dressierten Affen dementsprechend eine Kombination von blauem mit rotem Kreis. Die positive Dressurfigur wird hier also kombiniert mit einer Figur, die zwar die abstossende Farbe der negativen Dressurfigur behalten hat, aber die durch ihre mit der positiven Dressurfigur übereinstimmenden Form anziehend wirken wird oder für die hauptsächlich auf die negative Figur dressierten Affen, ihre abstossende Form verloren hat.

TABELLE VIII

Affe Nr.	I	III	VI	Kombina- tionsnummer		IV	VII	VIII	Kombina- tionsnummer
rD-bD	74	82	74	7	bKr-rKr	92	64	62	7
rR-bR	94	92	80	2	bO -rO	64	72	70	3
rO-bO	82	88	84	3	bR-rR	74	72	68	2
rKr-bKr			80	7a	bD-rD		98	92	7a

Die Ergebnisse waren folgende: Nr. I wählt in 74 %, Nr. III in 82 %, Nr. VI in 74 %, Nr. IV in 92 %, Nr. VII in 64 % und Nr. VIII in 62 % der Versuche nach der positiven Dressurfigur. Vergleichen wir diese Ergebnisse mit den Figurkombinationen Nr. 2 und 3 (siehe Tabelle VIII), so zeigt es sich, dass es sämtliche Affen, bis auf eine Ausnahme (Nr. IV) mehr verwirrt, wenn man ein Merkmal der positiven Figur auf die negative überträgt als wenn man beiden Figuren dieselbe neue Form verleiht.

Als Extrakombination verwendete ich für drei der Affen noch eine der vorigen entgegengesetzten (Nr. 7a der Reihenfolge), wobei also die negative Figur unverändert blieb und die positive Farbe mit der Form der negativen Figur kombiniert wurde.

Die Resultate waren folgende: Nr. VI wählt in 80 %, Nr. VII in 98 % und Nr. VIII in 92 % der Experimente nach der Figur mit der positiven Dressurfarbe. Die sehr bedeutende Steigerung, die sich feststellen lässt, wenn wir die von Nr. VII und VIII bei dieser Kombination erreichten Prozentsätze mit der vorigen (Nr. 7 der Reihenfolge) vergleichen, entspricht den Resultaten einiger andern Kombinationen. Aus diesen Resultaten geht hervor, dass diese Affen hauptsächlich dressiert worden sind auf den Faktorenkomplex der negativen Figur. Die viel geringere Steigerung bei Nr. VI hat wahrscheinlich einen andern Grund; für diesen Affen gilt nämlich die Form der positiven Figur als wesentlichster Faktor des Dressurkomplexes. Wenn nun beide Figuren diese Form aufweisen, kann man sich denken, dass das Tier hierdurch aus dem Konzept gebracht wird und dass die Übereinstimmung in der Form den Unterschied in der Farbe in den Hintergrund drängt. Wenn hingegen beide Figuren eine Form zeigen, die überhaupt keine oder nur eine sehr unwesentliche Rolle bei der Bestimmung der Wahl spielt, dann wird der Unterschied in der Farbe viel stärker in den Vordergrund treten und mithin wird das Tier die Figur mit der positiven Dressurfarbe öfter wählen. Dies ist um so wahrscheinlicher, als das Resultat mit zwei Kreisen (80 %) ungefähr übereinstimmt mit denjenigen, welche mit zwei Rechtecken (80 %) und mit zwei Ovalen (84 %) erzielt wurden; also mit in der Dressurkombination nicht vorkommenden Formen (siehe Tabelle VIII).

Als nächste Kombination benutzte ich für die auf ein rotes Dreieck als positive Figur dressierten Affen ein rotes Dreieck mit einem blauen Rechteck und für die auf einen blauen Kreis als positive Figur dressierten Affen einen blauen Kreis mit einem roten Oval.

TABELLE IX

Affe Nr.	I	III	VI	Kombinations- nummer		IV	VII	VIII
rD-bD	74	82	74	7	bKr-rKr	92	64	62
rD-bR	90	90	92	8	bKr-rO	100	64	92

Beide Figuren haben zwar nicht mehr dieselbe Form aber doch stimmt die Figur mit der negativen Farbe noch mit der positiven Figur in Eckigkeit, bezw. Rundheit überein. Die Figur mit der

negativen Farbe wird mithin weniger anziehend wirken als bei Nr. 7 der Reihenfolge und man darf also annehmen, dass die positive Dressurfigur öfter gewählt werden wird. Die Resultate waren folgende: Nr. I wählt in 90 %, Nr. III in 90 %, Nr. VI in 92 %, Nr. IV in 100 %, Nr. VII in 64 % und Nr. VIII in 92 % der Versuche die positive Dressurfigur (siehe Tabelle IX). Ausser bei Nr. VII sehen wir also überall eine starke Zunahme. Aus der Tatsache, dass bei diesem Tier keine Zunahme bemerkbar ist, können wir schliessen, dass die Form der negativen Figur von grosser Wichtigkeit ist beim Treffen seiner Wahl; die mit andern Kombinationen erzielten Resultate bestätigen dies.

Vb. Wie sind die Resultate, wenn wir als Gegenstück zur positiven Figur grün als neutrale Farbe benützen?

Bei den folgenden vier Kombinationen wurde immer wieder die positive Dressurfigur verwendet in Verbindung mit einer grünen (grün fehlte in der Dressurkombination und hat mithin für das Tier keine besondere Bedeutung) Figur, die in der ersten Kombination in der Form mit der positiven Figur übereinstimmte, bei jeder nächsten Kombination jedoch der negativen Figur in der Form immer ähnlicher wurde. Für die Tiere mit dem roten Dreieck als positive Figur verwendete ich also hintereinander: Dreieck, Rechteck, Oval, Kreis; für die Tiere mit dem blauen Kreis als positive Figur, war die Reihenfolge gerade umgekehrt.

Die mit diesen 4 Kombinationen erzielten Resultate sind in Tabelle X zusammengefasst.

TABELLE X

Affe Nr.	I	III	VI	Kombinations- nummer		IV	VII	VIII
rD-gD	90	80	66	9	bKr-gKr	86	54	58
rD-gR	80	68	92	10	bKr-gO	84	46	68
rD-gO	96	76	100	11	bKr-gR	94	58	64
rD-gKr	100	80	100	12	bKr-gD	96	66	84

Bei dieser Tabelle sehen wir nur bei Nr. VII, je nachdem die zweite Figur sich in der Form mehr der negativen Dressurkombinationsfigur nähert, ein regelmässiges Steigen des Prozentsatzes, der sich bezieht auf die Wahl der positiven Dressur-

kombinationsfigur. Auch bei allen andern Affen sehen wir eine Zunahme, aber bei ihnen ist sie nicht so regelmässig. Es ist bemerkenswert, dass bei vielen Affen Nr. 10 der Reihenfolge ein ungünstigeres Resultat ergibt als Nr. 9. Weiter ist es noch auffallend, dass die Prozentsätze von Nr. VII weit hinter denen der andern zurückbleiben. Dies kommt daher, weil dieser Affe, wie oben erwähnt, hauptsächlich auf den Faktorenkomplex der negativen Figur dressiert worden ist. Auch in dieser Tabelle zeigt sich wieder deutlich der grosse Einfluss, den die eckige, bezw. runde Form der Figuren auf die Wahl ausübt (vgl. Nr. 10 und 11 der Reihenfolge). Die mit den Kombinationen 7 und 9, sowie die mit den Kombinationen 8 und 10 erzielten Resultate lassen sich auch noch mit einander vergleichen (siehe Tabelle XI und XII).

TABELLE XI

Affe Nr.	I	III	VI	Kombinations- nummer		IV	VII	VIII
rD-bD	74	82	74	7	bKr-rKr	92	64	62
rD-gD	90	80	66	9	bKr-gKr	86	54	58

TABELLE XII

Affe Nr.	I	III	VI	Kombinations- nummer		IV	VII	VIII
rD-bR	90	90	92	8	bKr-rO	100	64	92
rD-gR	80	68	92	10	bKr-gO	84	46	68

Eine der beiden Figuren stimmt immer vollkommen mit der Dressurfigur überein, während die zweite Figur in beiden Paaren ein Mal die Farbe der negativen Dressurfigur hat, das andere Mal grün ist. Im letztern Fall ist die Ähnlichkeit mit der Dressurkombination geringer. Da in diesem Fall also die Figur weniger abstossend wirkt, kann man annehmen, dass die positive Figur mithin weniger oft gewählt werden wird. Diese Erscheinung wird um so deutlicher hervortreten, je nachdem der Einfluss der negativen Figur auf die Wahl bedeutender ist. Im grossen Ganzen sind die Resultate dementsprechend; es gibt nur zwei Ausnahmen von dieser allgemeinen Regel, nämlich bei Nr. I in Tabelle XI und bei Nr. VI in Tabelle XII.

Dass die von Nr. I erreichten Prozentsätze in Tabelle VII steigen, nachdem blau durch grün ersetzt wurde, ist mir ganz unerklärlich, namentlich, weil in Tabelle XII unter denselben Umständen das rote Dreieck weniger oft gewählt wurde.

Wenn blau durch grün ersetzt wird, bleibt sich bei Nr. VI in Tabelle XII der Prozentsatz gleich. Dies könnte hindeuten auf einen stark überwiegenden Einfluss der positiven Figur auf die Bestimmung der Wahl, sodass die zweite Figur, vorausgesetzt, dass diese weder in der Farbe noch in der Form mit der Dressurfigur übereinstimmt, kaum eine Rolle dabei spielt. Die in Tabelle XI mit einander verglichenen Resultate (dort hat die zweite Figur dieselbe Form als die positive Dressurfigur) bestätigen diese Erklärung und auch die Ergebnisse der nächsten zwei Kombinationen stimmen hiermit überein.

Vc. Wie sind die Resultate, wenn wir die positive oder die negative Figur durch einen Blankokarton ersetzen?

Die folgende Kombination (Nr. 13 der Reihenfolge) besteht aus der positiven Dressurfigur mit einem ganz weissen Karton. Je stärker also der Einfluss der negativen Figur auf die Bestimmung der Wahl war (oder je mehr die zwei Figuren einen Komplex bildeten), desto weniger wird die positive Figur gewählt werden. Mithin muss man annehmen, dass die Resultate sehr verschieden sein werden. Die Resultate waren folgende: Nr. I wählt in 86 %, Nr. III in 82 %, Nr. VI in 96 %, Nr. IV in 100 %, Nr. VII in 52 % und Nr. VIII in 78 % der Fälle die positive Dressurfigur.

Noch deutlicher erkennen wir den überwiegenden Einfluss der positiven oder negativen Figur, wenn wir diese Resultate mit denjenigen einer der vorigen entgegengesetzten Kombination vergleichen; bei dieser wird also die negative Figur intakt gelassen und die positive durch einen weissen Karton ersetzt. Leider habe ich diese Kombination erst später verwendet, sodass

TABELLE XIII

Affe Nr.	I	III	VI	Kombinations- nummer		IV	VII	VIII
rD-B	86	82	96	13	bKr-B	100	52	78
B-bKr			48	13a	B-rD	50	100	100

ich nur an 4 Affen dieses Experiment machen konnte. Die Resultate waren folgende (siehe Tabelle XIII): Nr. VI wählt in 48 %, Nr. IV in 50 %, Nr. VII in 100 % und Nr. VIII ebenfalls in 100 % der Versuche den weissen Karton.

Aus der Vergleichen der Kombinationen 13 und 13a zeigt sich deutlich, dass bei manchen Versuchstieren die Wahl grösstenteils (wenn nicht gänzlich) von der positiven Figur bestimmt wird, während hingegen für andere die negative Figur die weitaus wichtigste ist. Als Beispiele für ersteren Fall gelten Nr. VI und Nr. IV während Nr. VII den zweiten Fall am schönsten vertritt (bei allen drei hängt die Wahl bei einer der Kombinationen ausschliesslich vom Zufall ab). Bei Nr. VIII hat die negative Figur zwar den grössten Einfluss, aber das Resultat mit der Kombination von positiver Figur mit Blankokarton (78 %) deutet doch darauf hin, dass auch die positive Figur eine Rolle spielt bei der Bestimmung der Wahl. Wir finden also bei den Affen eine grosse Plastizität bei der Merkmalwahl.

Die Schlüsse, die sich aus einer Vergleichen dieser zwei Kombinationen ziehen lassen, stimmen nicht immer überein mit den bei andern Kombinationen erzielten Resultaten; später komme ich noch darauf zurück.

Vd. Wie sind die Resultate, wenn wir neben die positive Figur eine gleichfarbige Figur stellen?

Als nächste Kombination verwendete ich nun zwei Figuren mit denselben Formen als in der Dressurkombination, aber beide mit der Farbe der positiven Dressurfigur (Nr. 14 der Reihenfolge). Dies ist also das Gegenstück zu Nr. 7 der Reihenfolge, denn dort behielten beide Figuren die Farben der Dressurkombination, doch beide hatten die Form der positiven Dressurfigur.

Bei dieser Kombination wählte Nr. I in 64 %, Nr. III in 52 %, Nr. VI in 82 %, Nr. IV in 86 %, Nr. VII in 66 % und Nr. VIII in 58 % der Versuche die positive Dressurfigur. Diese Resultate sind also bedingt durch den Einfluss, den die Form der Figuren auf die Wahl ausübt. Vergleichen wir diese Ergebnisse mit denen von Nr. 7 der Reihenfolge, so können wir feststellen welcher der beiden Faktoren, Form oder Farbe, die Bestimmung der Wahl am meisten beeinflusst (siehe Tabelle XIV).

TABELLE XIV

Affe Nr.	I	III	VI	Kombinations- nummer		IV	VII	VIII
rD-bD	74	82	74	7	bKr-rKr	92	64	62
rD-rKr	64	52	82	14	bKr-bD	86	66	58
bD-rKr	38	14	64	6	rKr-bD	62	38	50

Aus dieser Tabelle geht nämlich hervor, dass bei den meisten Affen der Einfluss der Farbe auf die Wahl stärker ist als der Einfluss der Form, was dem bisherigen Tatsachenbefund entspricht; bei Nr. III wird die Wahl fast ausschliesslich von der Farbe bestimmt. Bei Nr. VII ist der Einfluss von Farbe und Form ungefähr gleich bedeutend, während Affe Nr. VI der einzige Affe ist bei welchem sich ein stärkerer Einfluss der Form feststellen lässt. Mit Ausnahme der mit Nr. IV erzielten Resultate stimmen die Schlüsse, die sich aus obenstehendem ziehen liessen, ziemlich genau überein mit den Resultaten mit Nr. 6 der Reihenfolge (blaues Dreieck mit rotem Kreis). Vergleichen wir die Resultate von Nr. 14 der Reihenfolge mit denen von Nr. 12 (rotes Dreieck mit grünem Kreis), so dürfen wir annehmen, dass (entsprechend der allgemeinen Regel, dass die positive Figur weniger gewählt wird, je mehr die zweite Figur Ähnlichkeit mit der positiven Dressurfigur zeigt) die Prozentsätze, welche die Wahl der positiven Figur darstellen, in Nr. 14 der Reihenfolge niedriger sein werden als bei Nr. 12 (siehe Tabelle XV).

TABELLE XV

Affe Nr.	I	III	VI	Kombinations- nummer		IV	VII	VIII
rD-gKr	100	80	100	12	bKr-gD	96	66	84
rD-rKr	64	52	82	14	bKr-bD	86	66	58

Diesen Rückgang in der Wahl der positiven Dressurfigur treffen wir bei sämtlichen Affen mit Ausnahme von Nr. VII an. Dass bei diesem Affen die Prozentsätze gleich bleiben, kommt daher, dass er ausschliesslich auf die negative Figur dressiert worden ist, woher auch blau eine indifferente Farbe für ihn ist.

Wie bei Nr. 7 der Reihenfolge benützte ich auch jetzt für drei von den Versuchstieren eine Extrakombination. Diese Kom-

bination war insofern verschieden von der vorigen, dass jetzt beide Figuren die Farbe der negativen Dressurkombination hatten (Nr. 14a der Reihenfolge). Nr. VI wählte in 84 %, Nr. VII in 100 % und Nr. VIII in 96 % der Versuche die positive Dressurfigur (siehe Tabelle XVI).

Wenn wir diese Resultate mit denen von Nr. 14 der Reihenfolge vergleichen, dann zeigt es sich, dass die mit Nr. VI erzielten Resultate sich in diesen beiden Kombinationen ungefähr gleich geblieben sind, was den Ergebnissen voriger Kombinationen entspricht, wobei sich die Form der positiven Figur für diesen Affen als der wichtigste Faktor beim Treffen seiner Wahl erwies (siehe z.B. die Nummern 9 und 12 der Reihenfolge). Dass dennoch die Farbe einigen Einfluss ausübt, leuchtet ein, wenn wir die Ergebnisse von Nr. 14 und Nr. 14a der Reihenfolge mit denen von Nr. 5 (grünes Dreieck mit grünem Kreis) vergleichen. Wenn also beide Figuren die Farbe der positiven, bezw. negativen Figur zeigen, so wirkt dies einigermassen verwirrend.

TABELLE XVI

Affe Nr.	I	III	VI	Kombinations- nummer		IV	VII	VIII
rD-rKr	64	52	82	14	bKr-bD	86	66	58
bD-bKr			84	14a	rKr-rD		100	96
gD-gKr	68	66	90	5	gKr-gD	78	78	70
rD-gKr	100	80	100	12	bKr-gD	96	66	84

Nr. VII und Nr. VIII erreichen beide in Nr. 14a der Reihenfolge einen viel höheren Prozentsatz bei der Wahl der positiven Dressurform als in Kombination Nr. 14. Eine entsprechende Erscheinung tritt bei diesen Affen in den Kombinationen 7 und 7a auf. In beiden Fällen ist dies zu erklären aus dem Umstande, dass bei diesen zwei Affen die Faktoren der negativen Figur die Wahl gänzlich oder grösstenteils bedingen. Wenn also eine der beiden Figuren mit der negativen Dressurfigur übereinstimmt, so wird diese Figur immer nur sehr selten gewählt werden, mit welcher andern Figur sie auch kombiniert sein mag (nur darf diese zweite Figur natürlich nicht zuviel Ähnlichkeit mit der negativen Figur haben). Hieraus geht hervor, dass für diese Affen das Antreffen aller Faktoren der negativen Dressurfigur, also der Faktorenkomplex, von wesentlicher Bedeutung

ist; finden wir somit einen von diesen Faktoren dieses Komplexes auch bei der zweiten Figur, so wird die Wahl kaum davon beeinflusst.

Bei der nächsten Kombination (Nr. 15 der Reihenfolge) zeigten beide Figuren, genau wie bei Nr. 14, die Farbe der positiven Dressurfigur, aber ausserdem war, wenn die positive Dressurfigur eckig war, die zweite Figur dies auch und umgekehrt. Die Kombination war also zusammengesetzt aus einem roten Dreieck und einem roten Rechteck, oder aus einem blauen Kreis und einem blauen Oval. Da beide Figuren einander nun noch ähnlicher sind als bei der Kombination 14, muss man annehmen, dass bei Kombination 15 die positive Dressurfigur weniger oft gewählt wird, oder dass der Prozentsatz sich gleich bleibt, wenn es sich um Tiere handelt, für welche hauptsächlich die Form selbst und nicht deren Eckigkeit oder Rundheit die Wahl beeinflusst (siehe Tabelle XVII). Dies ist jedoch nicht bei allen Affen der Fall.

TABELLE XVII

Affe Nr.	I	III	VI	Kombinations- nummer		IV	VII	VIII
rD-rKr	64	52	82	14	bKr-bD	86	66	58
rD-rR	64	58	80	15	bKr-bO	86	52	86

Auch lässt sich diese Kombination noch mit den Nummern 8 und 10 der Reihenfolge vergleichen (siehe Tabelle XVIII).

TABELLE XVIII

Affe Nr.	I	III	VI	Kombinations- nummer		IV	VII	VIII
rD-bR	90	90	92	8	bKr-rO	100	64	92
rD-gR	80	68	92	10	bKr-gO	84	46	68
rD-rR	64	58	80	15	bKr-rO	86	52	86

Da man in dieser Tabelle sieht, wie die zwei Figuren bei jeder folgenden Kombination mehr von der Dressurkombination abweichen, muss man annehmen, dass der Prozentsatz, der sich auf die Wahl der positiven Dressurfigur bezieht, immer niedriger wird, was jedoch hier wie in der vorigen Tabelle nicht immer der Fall ist. Die meisten dieser Abweichungen lassen sich jedoch

erklären. So wird die Wahl von Nr. VI hauptsächlich bestimmt von der positiven Figur; es macht also nichts aus ob die zweite Figur blau oder grün ist, sobald jedoch die zweite Figur ein Merkmal der positiven Dressurfigur erhält (im betreffenden Falle die Farbe), wird diese zweite Figur öfter gewählt. Die Wahl von Nr. VII hingegen wird nur von der negativen Figur bestimmt; sobald also die blaue Farbe dieser Figur verschwunden ist, hängt die Wahl gänzlich vom Zufall ab. Dass Nr. VIII in der Kombination 15 so häufig den blauen Kreis wählt (86 %), widerspricht (siehe Tabelle XVII) allen andern mit diesem Affen erzielten Resultaten und ist mithin völlig unerklärlich.

VI. 1. Wie reagieren die Affen auf ein Dreieck, dass eine andere Form zeigt als das Dressurdreieck; sehen sie dieses auch als Dressurfigur?

2. Können sie das Dressurdreieck noch wiedererkennen, wenn es ihnen in andrer Lage, mehr oder weniger gedreht, gezeigt wird?

Dieses Experiment lässt sich natürlich nur mit Affen machen, für die das Dreieck, es sei als positive, es sei als negative Figur bei der Bestimmung der Wahl eine wichtige Rolle spielte.

Wenn ich als Kombination nur ein rotes Dreieck von andrer Form als das Dressurdreieck mit einem blauen Kreis genommen hätte, so hätten die eben erwähnten Fragen sich nicht beantworten lassen, denn die neue Kombination hätte dann soviel Ähnlichkeit mit der Dressurkombination (die Farbe, die Kreisform und die Eckigkeit) gezeigt, dass man schon von vornherein annehmen durfte, dass bei fast allen Affen das Resultat nur in sehr geringem Masse von dem mit der Dressurkombination erzielten abweichen würde.

Ich will jetzt zuerst die Resultate besprechen, die mit den Affen, für welche das rote Dreieck positive Dressurfigur war, erreicht wurden. Um die eben erwähnte Schwierigkeit zu lösen, benutzte ich als Kombination ein rotes rechtwinkliges Dreieck (Katheten 5,5 und 12,5 cm) mit einem roten Rechteck. Die Ergebnisse wurden dann verglichen mit denen von Nr. 15 der Reihenfolge (rotes Dressurdreieck mit rotem Rechteck). Das rechtwinklige Dreieck wurde in zwei Lagen verwendet; nämlich einmal so, dass die kurze Kathete horizontal liegt, das andere Mal die lange Kathete.

Die Ergebnisse sind zusammengefasst in Tabelle XIX.

TABELLE XIX

Affe Nr.	I	III	VI	Kombinations- nummer
rD - rR	64	58	80	15
rDI - rR	36	40	46	16
rDk - rR	28	60	60	17

Vergleichen wir nun zuerst die Resultate der Reihenfolge Nr. 16 mit denen von Kombination Nr. 15, so sehen wir, dass das Dreieck jetzt viel weniger gewählt wird; ja, von allen drei Affen wird sogar das Rechteck nun öfter gewählt als das Dreieck.

Hieraus geht also hervor, dass die Affen auf ein bestimmtes Dreieck dressiert wurden und nicht auf Dreieckigkeit im Allgemeinen. Da das Rechteck schon einige Male zur Verwendung gekommen war (und zwar meistens an Stelle der positiven Dressurfigur) und die Affen sich mithin an diese Figur gewöhnt hatten, ist es einigermassen begreiflich, dass, als man neben diese Figur eine völlig unbekannte neue Figur stellte, die Affen das Rechteck bevorzugten.

Bei der nächsten Kombination, wobei die kurze Kathete horizontal liegt, bekundete Nr. I eine noch stärkere Vorliebe für das Rechteck als in der vorigen Kombination. Von den zwei andern Affen wird nun aber wohl bei den meisten Versuchen das Dreieck gewählt (beide 60 %). Vielleicht zeigt das Dreieck in dieser Lage für die zwei Affen, sowie auch für das Auge des Menschen, mehr Ähnlichkeit mit dem Dressurdreieck, woher die Transposition leichter wurde. Es handelt sich hier also wahrscheinlich um grössere oder geringere Ähnlichkeit mit der Dressurfigur, wobei das „Dreieckige“ an sich keine Rolle zu spielen braucht (vgl. Rechteck und Oval). Wäre es nämlich das Dreieckige worauf die Tiere reagierten, so wäre es unerklärlich, warum die Resultate mit dem rechtwinkligen Dreieck mit der horizontal liegenden langen Kathete soviel schlechter wären als die mit der horizontal liegenden kurzen Kathete; bei beiden ist ja der Zusammenhang der Teile (die Formbeziehung) gleich.

Die folgende Kombination bestand aus dem um 180° gedrehten Dressurdreieck (also mit nach unten gerichteter Spitze) und dem roten Rechteck (siehe Tabelle XX).

TABELLE XX

Affe Nr.	I	III	VI	Kombinations- nummer
rD - rR	64	58	80	15
Dg - rR	60	50	68	18

Auch hier zeigt es sich also, dass alle Affen das Dreieck nicht so oft wählen; hier ist der Rückgang in der Wahl des Dreiecks jedoch nicht so bedeutend als bei der Einführung eines Dreiecks von anderer Form. Nur bei Nr. III hängt die Wahl ganz vom Zufall ab, dies ist ja auch der Affe, der von allen Versuchstieren am meisten nach der Farbe wählt (siehe Nr. 6 der Reihenfolge). Auch bei der Kombination von rotem Dressurdreieck mit rotem Rechteck zeigte er nur eine sehr geringe Vorliebe für das Dreieck.

Wird das Dressurdreieck in anderer Lage gezeigt, so beeinflusst dies wahrscheinlich die Wahl nicht in so starkem Masse als ein Dreieck von anderer Form, weil die Affen, wenn sie oben oder an den Seitenwänden am Gitter hängen, das Dressurdreieck auch so sehen; das umgedrehte Dreieck bot ihnen also nicht etwas ganz Neues. Auch aus der folgenden Kombination (Nr. 19 der Reihenfolge) die aus einem umgedrehten Dressurdreieck mit einem blauen Kreis besteht, geht dies deutlich hervor; alle drei Affen wählten in dem Falle in 100 % der Versuche das Dreieck.

Mit Nr. VI experimentierte ich noch mit zwei Extrakombinationen, nämlich mit einem roten Rechteck mit einem blauen Kreis und mit einem roten rechtwinkligen Dreieck mit einem blauen Kreis; bei beiden Kombinationen wurde in 96 % der Fälle die rote Figur gewählt (siehe Tabelle XXI).

TABELLE XXI

Affe Nr.	I	III	VI	Kombinations- nummer
Dg - bKr	100	100	100	19
rR - bKr			96	20
rDk - bKr			96	21

Weder bei dem Rechteck noch bei dem rechtwinkligen Dreieck wurden die vollen 100 % erreicht.

Jetzt bleibt mir noch übrig die Resultate dieser letzten Kombinationen zu besprechen, die mit den auf den blauen Kreis als positive Figur dressierten Affen erzielt wurden. Ein bedeutender Unterschied in den Prozentsätzen wird sich hier also nur bei denjenigen Affen zeigen, für welche die negative Figur von grosser Wichtigkeit ist bei der Bestimmung der Wahl; namentlich bei Nr. VII wird sich dies mithin zeigen und in geringerem Masse bei Nr. VIII. Als erste Kombination verwendete ich für diese Affen ein blaues Oval mit einem roten rechtwinkligen Dreieck (mit horizontal liegender langen Kathete) und als zweite ein blaues Oval mit einem um 180° gedrehten Dressurdreieck (Nr. 16 und 17 der Reihenfolge). Tabelle XXII gibt eine Übersicht über die Resultate.

TABELLE XXII

Affe Nr.	IV	VII	VIII	Kombinations- nummer
bO - rDl	100	44	96	16
bO - Dg	100	80	100	17
bO - rR		82	92	3a
bO - rD		100	100	17a

Das Versuchstier Nr. IV, bei dem, wie wir gesehen haben, die Wahl nur von den Faktoren der positiven Figur bestimmt wird, wählt in beiden Kombinationen in 100 % der Versuche das Oval. Bei Nr. VII hingegen weichen die Ergebnisse der beiden Kombinationen stark von einander ab. Das umgekehrte Dressurdreieck veranlasst noch ein häufiges Wählen des Ovals; wird jedoch das Dressurdreieck durch ein rechtwinkliges Dreieck ersetzt, so gerät das Tier alsbald in Verwirrung und die Wahl wird nunmehr gänzlich vom Zufall bedingt.

Für eine Erklärung des günstigen Resultates mit dem umgekehrten Dreieck vergleiche man die Bemerkungen zur Tabelle XX.

Nr. VIII wählt in beiden Kombinationen fast ausnahmslos das Oval, aber auch hier lässt sich bei der Verwendung des rechtwinkligen Dreiecks ein leichter Rückgang feststellen.

Wenn wir die Kombinationen 15 und 16 vergleichen, so wird es uns klar, dass dieselbe Figur in einer Kombination oft, in einer andern hingegen wenig gewählt wird; dies hängt gänzlich

von der als Gegenstück verwendeten Figur ab (siehe Tabelle XXIII).

TABELLE XXIII

Affe Nr.	IV	VII	VIII	Kombinationsnummer
bKr - bO	86	52	86	15
bO - rDl	100	44	96	16

Es handelt sich also nicht um eine bestimmte Figur bei der Bestimmung der Wahl, sondern diejenige Figur einer Kombination, die der positiven Dressurfigur am ähnlichsten sieht (oder bei denjenigen Affen, für welche die negative Figur eine entscheidende Rolle spielt, die Figur die am wenigsten Ähnlichkeit mit der negativen Dressurfigur aufweist), wird am häufigsten gewählt. Die Wahl geschieht also relativ. Bei der Kombination von blauem Oval mit dem Dressurdreieck (Nr. 17a der Reihenfolge) wählten sowohl Nr. VII als Nr. VIII ständig das blaue Oval.

Für Nr. IV verwendete ich als letzte Kombination (Nr. 21 der Reihenfolge) einen blauen Kreis mit einem rechtwinkligen roten Dreieck (die lange Kathete liegt horizontal). Da dieser Affe bei der Kombination von blauem Oval mit rotem, rechtwinkligem Dreieck immer die blaue Figur wählte, ist es klar, dass er dies bei der, der Dressurkombination noch näher stehenden Kombination 21 auch tut.

Mit Nr. VII und Nr. VIII wurde ausserdem noch mit zwei andern Kombinationen experimentiert, nämlich mit einem blauen Kreis zusammen mit einem um 180° gedrehten Dressurdreieck und mit einem blauen Kreis zusammen mit einem roten Rechteck (Nr. 19 und Nr. 20 der Reihenfolge). Tabelle XXIV zeigt die hiermit erzielten Resultate.

TABELLE XXIV

Affe Nr.	IV	VII	VIII	Kombinationsnummer
bKr - Dg		94	100	19
bKr - rR		62	90	20
bKr - rDl	100	60	96	21

Nr. VII wählt bei Kombination 19 fast immer den Kreis (94 %), wie übrigens anzunehmen war, wenn man die Ergebnisse von Kombination 17 (blaues Oval mit gedrehtem Dressurdreieck, wobei in 80 % der Fälle die blaue Figur gewählt wurde) in Betracht zieht. Dass das Tier bei Kombination 19 einen höheren Prozentsatz erreicht, kommt hauptsächlich wohl daher, dass es das gedrehte Dreieck jetzt einigermaßen kennt; dass das Oval durch einen Kreis ersetzt wurde, ist hier nicht so wichtig (die positive Figur spielt bei diesem Tier praktisch keine Rolle beim Bestimmen der Wahl). Bei der nächsten Kombination (blauer Kreis mit rotem Rechteck) wurde der Kreis viel seltener gewählt, was ebenfalls unsern Erwartungen entspricht, da die Form der negativen Figur für das Treffen der Wahl von wesentlicher Bedeutung war. Dieses Resultat ist dennoch etwas günstiger als das von Kombination 11 (blauer Kreis mit grünem Rechteck). Dies stimmt mithin überein mit der allgemeinen Regel: Je grösser die Übereinstimmung mit der Dressurkombination ist, um so günstiger wird das Resultat sein. Der geringe Unterschied zwischen beiden Kombinationen lässt sich erklären durch den grossen Einfluss des ganzen Faktorenkomplexes der negativen Figur auf die Bestimmung der Wahl. Sobald an diesem Komplex etwas geändert wird, fängt der Zufall an bei der Bestimmung der Wahl eine Rolle zu spielen. Die Resultate von Nr. 3a der Reihenfolge (blaues Oval mit rotem Rechteck) stimmen nicht überein mit denen von Nr. 20 (blauer Kreis mit rotem Rechteck). Man sollte meinen, dass die Ergebnisse beider Kombinationen einander ziemlich gleich wären; bei der Kombination mit dem Oval wird jedoch die blaue Figur weit häufiger gewählt. Zwischen den Experimenten mit diesen beiden Kombinationen liegt eine lange Zeit, dies mag den Unterschied in den damit erzielten Ergebnissen erklären; vielleicht hat sich das Tier indessen anders auf die Figuren eingestellt (dieser Erscheinung begegnen wir auch bei einigen andern Affen). Da die Wahl der Merkmale ja frei ist, ist es gut möglich, dass während der Versuche irgend ein Faktor, der anfangs für die Wahl wenig bedeutete, nach und nach in den Vordergrund tritt, ohne dass sich dafür eine Ursache angeben lässt.

Bei der Kombination mit dem rechtwinkligen Dreieck (Nr. 21 der Reihenfolge) wurde der blaue Kreis noch weniger gewählt als bei der Kombination mit dem Rechteck. Hieraus geht also deutlich hervor, dass der Affe nicht auf Dreieckigkeit im abso-

luten Sinne dressiert worden war, sondern auf eine bestimmte Dreieckform. Die blaue Figur wurde jedoch wohl häufiger gewählt als in der Kombination von blauem Oval mit rotem rechtwinkligem Dreieck; hierfür gilt wieder das oben bei Nr. 19 der Reihenfolge Gesagte.

Da das Versuchstier Nr. VIII bei der Bestimmung der Wahl sowohl auf die positive als auf die negative Figur achtet, sind alle sich auf die Wahl des Kreises beziehenden Prozentsätze hier höher als bei Nr. VII. Bei diesem Affen liegt jener Prozentsatz zwischen den mit dem umgekehrten Dressurdreieck und den mit dem Rechteck erzielten Resultaten. Dieselbe Erscheinung tritt bei diesen drei roten Figuren in Verbindung mit einem blauen Oval auf (Nr. 17, 3a und 16 der Reihenfolge). Es zeigt sich mithin, dass auch für dieses Tier das umgekehrte Dressurdreieck mehr Ähnlichkeit mit dem normalen Dressurdreieck hat als das rechtwinklige Dreieck. Das günstigere Resultat mit dem rechtwinkligen Dreieck (im Vergleich zu dem mit dem Rechteck erzielten) braucht nicht hinzuweisen auf eine Dressur auf Dreieckigkeit im Allgemeinen, denn dies lässt sich auch gänzlich nach der allgemeinen Regel erklären, dass die Figur, die der positiven Dressurfigur am ähnlichsten sieht, häufiger gewählt wird, je nachdem der Sinneseindruck einer Kombination mehr mit demjenigen der Dressurkombination übereinstimmt. Dies kann beruhen auf ungenauer Wahrnehmung des Tieres, was zur Folge hätte, dass es überhaupt nicht sieht, dass es einen Unterschied zwischen der neuen und der Dressurkombination gibt (Gestalttransposition). Je geringfügiger jener Unterschied ist, um so leichter wird diese Transposition eintreten. Meistens jedoch zeigt das Verhalten des Tieres sehr deutlich (es zögert bevor es seine Wahl trifft), dass es recht wohl bemerkt, dass etwas geändert worden ist. Auch deutet die Tatsache, dass es kaum vorkommt, dass eine der Figuren in 100 % der Fälle gewählt wird, darauf hin, dass Gestalttransposition, wobei es dem Tier nicht auffällt, dass die Kombination nicht völlig der Dressurkombination entspricht, praktisch nicht vorkommt; meistens sind dazu die Unterschiede mit der Dressurkombination viel zu bedeutend. Verwenden wir jedoch, wie PAWLOW, Ellipsen, die sich immer mehr dem Kreis nähern, dann wird ungenaue Wahrnehmung schliesslich zur Folge haben, dass kein Unterschied mehr gemacht wird zwischen einem Oval von z.B. 8 : 9 und einem Kreis (Kreis=bedingter Reiz);

hier liegt also reine Gestalttransposition vor (I. P. PAWLOW).

Aus den erzielten Resultaten dürfen wir jedoch nicht schließen, dass es unmöglich wäre einen Affen auf Dreieckigkeit im Allgemeinen (an sich) zu dressieren. Um dies gründlich zu studieren müsste man nämlich nach einer andern Methodik verfahren; man müsste dann als positive Figur abwechselnd einige Dreiecke von abweichender Form verwenden und wenn diese Dressur gelungen wäre, müsste man versuchen, ob eine bis dahin nicht gebrauchte Dreieckform durch die Affen auch als positive Figur gewertet werden würde. Die Schwierigkeit dabei ist jedoch, dass die Zahl der stark abweichenden Dreieckformen sehr beschränkt ist, folglich ist es sehr wahrscheinlich, dass das Tier auf den Eindruck einer Übereinstimmung mit der positiven Dressurfigur reagieren wird. Ausserdem gibt es dann noch immer die Möglichkeit, dass die negative Figur überwiegenden Einfluss auf die Wahl hat (um diesem vorzubeugen müsste man auch als negative Figur abwechselnd verschiedene Figuren verwenden). Auch kann man natürlich erst diejenigen Affen aussuchen, bei denen die Wahl ganz von der positiven Figur bestimmt wird. Selbstverständlich lassen sich auch die Dreiecke als negative Figuren verwenden, wobei man dann die völlig auf negative Figuren dressierten Tiere aussuchen muss.

Nach dieser allgemeinen Übersicht über die Resultate möchte ich mich noch mit einigen Punkten eingehender befassen.

Sind sich die an zwei Versuchstagen mit einer Kombination erzielten Resultate gleich?

Würde man an den zwei Versuchstagen mit einer Kombination sehr verschiedene Resultate erlangen, so würden diese Resultate viel an Zuverlässigkeit verlieren. Im grossen und ganzen sind die Unterschiede der Resultate an den beiden Versuchstagen nur sehr gering. Nur sehr vereinzelt weicht das eine Tagesergebnis mehr als 6 % von dem andern ab. In weitaus den meisten Fällen beläuft sich diese Abweichung auf 4 % oder weniger.

Die mit den ersten 5 oder 10 Versuchen erzielten Resultate weichen jedoch oft bedeutend von dem ganzen Tagesergebnis (von 25 Versuchen) und also auch von dem Durchschnitt der beiden Versuchstage ab. Hieraus geht mithin klar hervor, dass 5 oder 10 Versuche keineswegs genügen.

Wie gross dürfen die Abweichungen von der Dressurkombination sein, damit noch in 100 oder fast 100 % der Versuche die eine Figur gewählt wird?

Dies sind also die Fälle, bei denen KLÜVER (26) von einem Äquivalent-sein der Figuren spricht. Nur 25 mal erreichten die Affen bei neuen Kombinationen einen Prozentsatz von 96 oder höher. Als Maximum erzielten drei Affen (Nr. IV, VI und VII) solch einen Prozentsatz bei sechs neuen Kombinationen, während Nr. III nur bei einer einzigen neuen Kombination so gut abschnitt. Nr. I und Nr. VII erreichen oder überschreiten die 96 % beide dreimal. Natürlich war der Unterschied zwischen diesen Kombinationen und der Dressurkombination im grossen und ganzen sehr gering.

Wenn beide Figuren einer Kombination dieselbe Form oder dieselbe Farbe hatten, so wurde nur in drei Fällen solch ein hoher Prozentsatz erreicht und zwar zweimal bei der Kombination von rotem Kreis mit rotem Dreieck (Nr. VII und VIII) und einmal bei der Kombination von blauem Dreieck mit rotem Dreieck (Nr. VII). Einige Affen erreichten diesen Prozentsatz auch bei der Kombination von rotem Dreieck mit blanko Karton oder blauem Kreis mit blanko Karton. Wenn also die Figur, die in der Dressurkombination die Wahl grösstenteils oder gänzlich bestimmte nur dabei war, dann ist die zweite Figur manchmal vollkommen entbehrlich; in vielen Fällen verwirrte dies die Tiere weniger als eine Veränderung in der Farbe oder der Form dieser Figur. Bei allen übrigen Kombinationen, die 96 % ergaben, war der Unterschied mit der Dressurkombination nur sehr gering, z.B. blauer Kreis mit rotem Dreieck von anderer Form als das Dressurdreieck, blaues Oval mit um 180° gedrehtem Dressurdreieck, rotes Dreieck mit grünem Kreis, rotes Dreieck mit grünem Oval u.s.w.. Immer sind hier die Figuren in Form und Farbe verschieden; ausserdem ist auch immer eine der Figuren rund, während die andere eckig ist. Wir können also sagen, dass Äquivalenz im Allgemeinen nur erreicht wird bei verhältnismässig geringen Veränderungen in der Dressurkombination (z.B. wenn der Kreis durch ein Oval ersetzt wird). Wenn sich bei grössern Unterschieden dennoch Äquivalenz findet, so hängt dies immer aufs engste mit den die Wahl bestimmenden Faktoren der Dressurkombination zusammen. Diejenigen Faktoren, die für ein bestimmtes

Tier bei der Bestimmung der Wahl nicht wesentlich sind, dürfen stark verändert werden, ohne dass die Wahl dadurch beeinflusst wird.

Wie wird die Wahl bestimmt?

Betrachten wir das Gesamtergebnis, so zeigt es sich, dass von einem vorwiegenden Einfluss der Farbe oder der Form auf die Bestimmung der Wahl nicht die Rede ist; dieser ist, wie auch der Einfluss der positiven oder negativen Figur, durchaus individuell verschieden. Beim Affen Nr. VIII haben Farbe und Form ungefähr dieselbe Bedeutung, wie unter anderm aus dem Ergebnis mit Kombination 6 (blaues Dreieck mit rotem Kreis) hervorgeht; hierbei wurden beide Figuren nämlich gleich oft gewählt. Auch kommt es vor, dass das Resultat mit einer Kombination auf einen vorherrschenden Einfluss der Form auf die Bestimmung der Wahl schliessen lässt, während das Resultat mit einer andern Kombination auf einen überwiegenden Einfluss der Farbe hindeutet. Dieselbe Erscheinung findet sich zuweilen bei dem Vorherrschen des Einflusses der positiven bzw. negativen Figur auf die Bestimmung der Wahl (freie Wahl der Merkmale).

Dass auch die Figurenkombination die Wahl manchmal beeinflusst, zeigt sich dadurch, dass dieselbe Figur in einer Kombination bisweilen häufig gewählt wird und in einer andern nur selten; bei diesem Unterschiede ist also das Gegenstück der betreffenden Figur ausschlaggebend. So wurde das blaue Dreieck (blauer Kreis war positive Figur) mit dem roten Dreieck als Gegenstück sehr oft gewählt (Nr. VII und VIII), während dieselbe Figur mit dem blauen Kreis als Gegenstück verhältnismässig wenig gewählt wurde. Von zwei Figuren wird mithin jene am häufigsten gewählt, die am meisten Ähnlichkeit mit der positiven Figur (oder am wenigsten Ähnlichkeit mit der negativen Dressurfigur) zeigt. Dass dies nicht für alle Affen gleich ist, hängt davon ab, ob einer der Faktoren, Form oder Farbe, überwiegt. Indem ich die mit den verschiedenen Kombinationen erzielten Resultate mit einander verglich, habe ich festzustellen versucht, welche Faktoren bei jedem einzelnen Affen hauptsächlich die Wahl bestimmten; das Ergebnis dieser Vergleichung habe ich in Tabelle XXV zusammengefasst. In dieser Tabelle bedeutet ++ sehr starken Einfluss, + einigen Einfluss, - keinen Einfluss und ? deutet an, dass sich nicht bestimmen lassen, ob jener Faktor von Einfluss war oder nicht

(dies kann daher kommen, dass die diesbezüglichen Daten fehlten oder dass die Resultate einander widersprachen).

TABELLE XXV

Affe Nr.	I	III	VI	IV	VII	VIII
Einfluss der Farbe der pos. Fig. auf die Bestimmung der Wahl:	++	++	+	++	+	+
Einfluss der Form usw.	+	+	++	++	-	+
Einfluss der Farbe der neg. Fig. usw.	+	++	-	+	++	++
Einfluss der Form der neg. Fig. usw.	-	+	-	-	++	++
Einfluss der Eckigkeit, bezw. Rundheit der pos. Fig. usw.	+	+	++	?	+	?
Einfluss der Eckigkeit, bezw. Rundheit der neg. Fig. usw.	+	+	+	+	+	-

Diese Tabelle gibt also ein Gesamtbild und es gibt daher auch Resultate die nicht damit übereinstimmen; natürlich besteht auch keine scharfe Grenze zwischen ++ und +.

Wenn man in einer der beiden Figuren ein Merkmal durch ein neutrales Merkmal ersetzt, d.h. durch eins, welches in der Dressurkombination nicht vorkommt (z.B. die grüne Farbe), so beeinflusst dies im Allgemeinen die Bestimmung der Wahl in geringerem Masse als wenn wir ein, einer bestimmten Figur zugehöriges Merkmal auch auf die andere Figur übertragen; also z.B. beide Figuren rot machen. Dies leuchtet ein, denn im erstern Fall verliert eine der beiden Figuren nur ein anziehendes oder abstossendes Merkmal, während dies im letztern Fall durch ein im entgegengesetzten Sinne wirkendes ersetzt wird (siehe Tabelle XV).

RÉVÉSZ (38) meint dass Affen es oft überhaupt nicht bemerken dass eine Kombination nicht die gleiche ist als die Dressurkombination. Bei meinen Affen war dies bestimmt nicht der Fall, denn die Tiere zögerten das erste Mal, dass eine neue Kombination gezeigt wurde, immer sehr lange bis sie eine Wahl trafen; diese Erscheinung trat auch auf bei denjenigen Kombinationen, bei denen in 100 oder fast 100 % der Versuche eine Figur gewählt wurde.

Die Affen wählen also nach dem Eindruck einer Ähnlichkeit (nämlich der neuen Kombination mit der Dressurkombination); um dies anzudeuten gebraucht man gewöhnlich das Wort Bekanntheitsqualität. Die Affen brauchen sich jedoch nicht notwendigerweise des diesen Eindruck der Ähnlichkeit hervorrufenden Umstandes bewusst zu sein; auch wir wissen manchmal nicht, warum zwei Menschen einander ähnlich sind.

Ist der Einfluss auf die Bestimmung der Wahl von zwei Veränderungen in einer Figur ebenso gross wie die Summe der Einflüsse jener Veränderungen einzeln?

Wenn infolge einer bestimmten Veränderung in der negativen Figur die positive Figur, statt in 100 % der Versuche, nur mehr in 90 % gewählt wird und infolge einer anderen Veränderung dieser Prozentsatz auf 80 herabsinkt, wird dann, wenn wir diese beiden Veränderungen zusammen in der negativen Figur anbringen, nur in 70 % der Versuche richtig gewählt werden? Aus Tabelle XXVI geht hervor, dass dies meistens nicht zutrifft und dass manchmal der Einfluss der beiden Veränderungen zusammen geringer ist als die Summe der Einflüsse der Veränderungen die je einzeln angebracht werden. Es kommt jedoch auch vor, dass diese Summe kleiner ist als der Einfluss der zusammen angebrachten Veränderungen. Es geschah ab und zu sogar, dass eine Kombination, bei der eine Figur zwei Veränderungen aufwies, ein besseres Resultat ergab als die Kombination, bei der nur eine dieser Veränderungen vorkam. Bei der Besprechung jeder einzelnen Kombination war hiervon schon die Rede (siehe z.B. Nr. VIII bei Kombination 15 und Nr. I bei Kombination 9).

TABELLE XXVI

Affe Nr.	I	III	VI		I	III	VI		I	III	VI
rD-bR	10	10	8	rD-bD	26	18	26	rD-bR	10	10	8
rD-gKr	0	20	0	rD-gKr	0	20	0	rD-rKr	36	48	18
rD-gR	20	32	8	rD-gD	10	20	34	rD-rR	36	42	20

Affe Nr.	IV	VII	VIII		IV	VII	VIII		IV	VII	VIII
bKr-rO	0	36	8	bKr-rKr	8	36	38	bKr-rR	?	38	10
bKr-bD	14	34	42	bKr-gD	4	34	16	bKr-gD	4	34	16
bKr-bO	14	48	14	bKr-gKr	14	46	42	bKr-gR	6	42	36

In obiger Tabelle deuten die Zahlen an, um wieviel % das Ergebnis der Kombination sich von 100 % entfernte. Die beiden obern Kombinationen von jeder Gruppe von drei haben je einen von der Dressurkombination abweichenden Faktor, während in der dritten diese beiden Faktoren kombiniert wurden.

Wenn man mit einer Veränderung in einer Figur schon ein Resultat von etwa 50 % erzielt, so wird dieser Prozentsatz, wenn ausserdem noch eine zweite Veränderung angebracht wird, nicht niedriger werden, denn auch schon im ersten Fall wurde die Wahl gänzlich vom Zufall bestimmt. Obwohl sich das Ergebnis einer Kombination nicht im Voraus berechnen lässt, gelang es mir doch auf die Dauer bei den meisten Affen das Resultat ziemlich genau vorherzusagen.

Das Auftreten der Seitenstetigkeit, während der Versuche mit neuen Kombinationen.

Wenn bei einer Kombination der Unterscheid mit der Dressurkombination so bedeutend war, dass die Affen für keine der beiden Figuren eine Vorliebe zeigten, so gingen sie, wie beim Anfang der Lernversuche, auch hier entweder immer auf die linke oder immer auf die rechte Klappe zu. Diese Erscheinung ist hier um so auffälliger, als die Versuche mit den neuen Kombinationen immer abwechselten mit denen mit der Dressurkombination, wobei es also doch stets wieder eine andere Klappe aufzustossen galt. Bei nahezu allen Kombinationen, deren Ergebnis ungefähr 50 % betrug, trat diese Seitenstetigkeit mehr oder weniger auf.

Verliert die positive Figur ihre Bedeutung, wenn sie in einer andern Kombination als in der Dressurkombination verwendet wird?

Dr. BIERENS DE HAAN (7) glaubt dass die positive Figur ihre Bedeutung verliert, wenn sie in einer anderen Kombination als in der Dressurkombination gezeigt wird. Ich habe davon nie etwas feststellen können; die Affen wählen die positive Figur auch wenn diese zusammen mit einer neuen Figur verwendet wird. Je mehr Übereinstimmung mit der positiven Figur jedoch jene neue Figur hat, je häufiger wird sie gewählt. Anscheinend verliert manchmal die positive Figur ihre Bedeutung in einer neuen Kombination, z.B. bei Nr. VII in der Kombination von

blauem Kreis mit grünem Rechteck (in 58 % der Versuche wird der Kreis gewählt) oder in der Kombination von blauem Kreis mit grünem Oval (in 46 % der Versuche wird der Kreis gewählt). Diese Resultate entstanden aber nicht dadurch, dass die positive Figur in der neuen Kombination ihre Bedeutung eingebüsst hatte, sondern dass bei diesem Affen die negative und nicht die positive Figur bei der Bestimmung der Wahl die führende Rolle spielte; möglicherweise war dies auch der Fall bei dem Affen von Dr. BIERENS DE HAAN. Nur einmal konnte ich wie Dr. BIERENS DE HAAN feststellen, dass ein Affe bei der Wahl zwischen zwei Figuren, welche beide in Farbe oder in Form mit der positiven Dressurfigur übereinstimmten (also z.B. rotes Dreieck mit rotem Kreis oder rotes Dreieck mit blauem Dreieck), jede Figur gleich oft wählte und zwar bei Nr. III in der Kombination von rotem Dreieck mit rotem Kreis (Nr. 14 der Reihenfolge). Dr. BIERENS DE HAAN gibt hierfür zwei Deutungen: Erstens ist es möglich, dass die positive und negative Figur so als Ganzes wirken, dass das Tier bei jeder kleinen Veränderung in diesem Komplex ganz in Verwirrung gerät. Wie ich schon sagte, habe ich hiervon nie etwas feststellen können und auch in dem obenerwähnten Fall mit Nr. III kann dies die Erklärung nicht sein, da das Tier z.B. in der Kombination von rotem Dreieck mit blauem Dreieck recht wohl eine starke Vorliebe für die positive Dressurfigur zeigt. Die zweite Deutung ist, dass der Affe durch die partielle Übereinstimmung der zweiten Figur mit der positiven Dressurfigur hierin sofort diese Dressurfigur wiedererkennt. Diese Erklärung ist für den Affen Nr. III bestimmt richtig, denn aus allen Resultaten geht hervor, dass bei diesem Tier die Wahl hauptsächlich von der Farbe bestimmt wird und dass die Form hierbei nur eine sehr untergeordnete Rolle spielt. Für diesen Affen gilt also praktisch nur die rote Farbe als positiv, nicht das rote Dreieck. Hiermit ist auch erklärt, weshalb zwei rote Figuren ungefähr gleich oft gewählt werden. Dementsprechend wird auch die positive Dressurfigur, wenn die zweite Figur fortgelassen wird, noch in 82 % der Versuche gewählt, was nicht der Fall hätte sein können, wenn die erste Deutung richtig gewesen wäre.

Bedeutende individuelle Unterschiede.

Gleich wie beim Lernen zeigen sich auch bei den

Experimenten mit neuen Kombinationen bedeutende Unterschiede zwischen den Affen. Dies mag die grundverschiedenen Resultate, zu denen manche Forscher gelangen, erklären. Diese grossen Unterschiede zwischen den Affen sind auch der Grund, warum wir ein nur mit einem einzigen Affen erzieltetes Resultat nicht als gemeingütig für die ganze Art betrachten dürfen und noch viel weniger als gemeingütig für Affen überhaupt. Auch hat man bei vielen Untersuchungen den starken Einfluss der negativen Figur auf die Bestimmung der Wahl zu wenig berücksichtigt; dies führte manchmal zu durchaus falschen Schlüssen.

VI. ALLGEMEINE BEMERKUNGEN

Ich möchte jetzt noch einige Punkte besprechen, die mit meinen Untersuchungen an sich nur indirekt zusammenhängen.

1. Die Rangordnung unter den Affen.

Es ist allgemein bekannt, dass es in einer Affenherde, ähnlich wie z.B. bei Hühnern, eine bestimmte Rangordnung gibt, d.h. dass die Affen einander in einer bestimmten Ordnung beherrschen. Welche Faktoren diese Rangordnung bestimmen, lässt sich manchmal nicht leicht feststellen. Die Grösse der Affen ist hierfür nicht ausschlaggebend; so war z.B. Affe Nr. I viel kleiner als Nr. II, dennoch stand dieser Affe in Rangordnung unter ihm. Auch war es nicht nachweisbar, dass die Tiere, die sich schon einige Zeit in dem Käfig befanden, immer die neuangekommenen beherrschten, wie dies manchmal bei Hühnern der Fall sein soll. Ich hatte gute Gelegenheit das zu beobachten, da ich die Affen meistens nicht zugleich bekam. Affe Nr. III wurde in den Käfig geführt, als Nr. I und II schon mehr als einen Monat darin lebten. Bald ergab sich folgendes Verhältnis: Affe Nr. I beherrschte sowohl Nr. II als Nr. III und Nr. III stand in der Rangordnung über Nr. II. Als Nr. I und II später durch Nr. IV und V ersetzt wurden, entstand zwischen diesen drei (III, IV und V) kein bestimmtes Abhängigkeitsverhältnis. Sehr bemerkenswert war das Verhältnis von Nr. VI zu seinen Käfiggenossen. In den ersten Tagen, an denen er zusammen mit Nr. IV und V eingesperrt war, beherrschte er sie vollkommen. Nach einigen Tagen änderte sich die Lage völlig, indem IV und V ihn immer zusammen angriffen, worauf

Nr. VI sich schon bald nicht mehr an sie heran getraute. Dieses Verhältnis blieb bestehen, bis Nr. V starb; dann war Nr. IV wieder gänzlich Nr. VI unterworfen. Diese Beherrschung war sogar so stark, dass, wenn Nr. IV ein Stückchen Banane bekam, während er in einem der kleinen Käfige eingesperrt war und dieser Käfig einen Augenblick später geöffnet wurde, Nr. VI sofort hineinlief und Nr. IV angriff. Freilich wagte letzterer es noch ab und zu seinem Kameraden ein Bananenstück gerade vor der Nase wegzuschnappen, wahrscheinlich weil er die Erfahrung gemacht hatte, dass der weniger behende Nr. VI ihn doch nicht erwischen konnte. Merkwürdig war es auch, dass Affen, die nach der Rangordnung zu unterst standen, vor mir manchmal weniger Angst zeigten als der dominierende Affe. So wurde Nr. VII völlig von Nr. VIII beherrscht, während Nr. VIII sehr scheu war und Nr. VII der zahmste meiner Affen. Schon bald akzeptierten die Tiere mich als einen Teil ihrer Gemeinschaft und sie verhielten sich zu mir ähnlich wie zu einander. Folgender Vorfall zeigt deutlich die besondere Stelle, die ich in ihrer Gemeinschaft innehatte. Ein Stuhl stand nahe am Gitter und die Affen versuchten ihn an sich heranzuziehen. Als Dr. BIERENS DE HAAN den Stuhl fortnehmen wollte, wurden die Affen sehr aggressiv und probierten ihn daran zu hindern, aber als ich es tat, liessen sie es ruhig geschehen und zeigten nicht die geringste Aggressivität.

2. Das Spielen.

Die Zahl der von allen Affen ohne Ausnahme ausgeführten Spiele war nur sehr gering; hierzu gehörten das Verfolgungsspiel (das Haschen) und das Kämpfen. Ausserdem erfand jedoch jeder Affe eine ganze Reihe eigener Spiele; obgleich auch auf diesem Gebiete deutliche Unterschiede hervortraten. Es gelang mir nie festzustellen, dass ein von einem bestimmten Affen fundenes Spiel von den andern nachgeahmt wurde. Nur einige dieser individuellen Spiele will ich hier erwähnen. Zwei Affen, die jedoch nicht gleichzeitig in dem Käfig weilten, pflegten sobald der Trinknapf mit frischem Wasser gefüllt worden war, dieses Wasser mit den Vorderpfoten herauszuschlagen und es dann über den Boden auszusmieren. Nachahmung des Wärters liegt hier nicht vor, denn dieser wusch den Boden nicht, sondern verwendete zur Reinigung einen langen Besen.

Manche Affen beschäftigten sich, wenn sie eingesperrt waren,

lange Zeit damit, dass sie die Hände voll Sägemehl nahmen und dieses langsam wieder ausströmen liessen, oder damit, dass sie an dem Käfigverschluss herumbastelten, wodurch sie sich zuweilen eine grosse Geschicklichkeit in dem Öffnen des Käfiges erwarben und dieser dann mit einem Vorhängeschloss versehen werden musste.

Beim Öffnen der Klappen des Wahlapparates hatte einer der Affen die Gewohnheit, nachdem er sich des Bananenstückes bemächtigt hatte, die Kartons mit den Figuren, die ich nicht verwendete und die ich hinter dem Apparat aufhob, auf den Boden zu werfen.

Eine besondere Art Kampfspiel, an dem besonders Nr. IV und V teilnahmen, war, dass einer von beiden sich oben auf den kleinen Käfig setzte und der andere dann versuchte ihn herabzuziehen.

Meistens verliefen diese selbsterfundenen Spiele folgendermassen: die ersten Tage waren die Affen manchmal so stark von ihrer Erfindung in Anspruch genommen, dass es schwierig war sie an den Apparat zu locken; gleich nach beendeter Wahl wurde das Spiel dann wieder fortgesetzt. Nach einigen Tagen liess der Spieleifer nach und noch einige Tage später hatten sie es wieder gänzlich vergessen und ein anderes Spiel trat oft an seine Stelle. Nr. VI hingegen betrieb sein Gleichgewichtspiel monatelang hintereinander; er setzte sich dabei auf die Tür des kleinen Käfiges oder auf den Rand des Sitzbrettes vor dem Wahlapparat und hielt sich mit keiner Pfote fest. Mittels Bewegungen versuchte er sich im Gleichgewicht zu erhalten. Verlor er es und fiel er hinunter, so kletterte er gleich wieder hinauf und das Spiel fing wieder an.

3. Versuche an Menschen.

Einige Male habe ich auch an erwachsenen Menschen (unter andern an Studenten) ähnliche Versuche angestellt als an den Affen. Ich verwendete dabei folgende Technik: sechs-bis siebenmal zeigte ich ihnen die Kombination von rotem Dreieck mit blauem Kreis und ich forderte die Versuchsperson auf, jedesmal denjenigen Arm zu heben, an dessen Seite sich das rote Dreieck befand; die Figuren wechselten ab und zu ihren Platz. Plötzlich gab ich dann die Kombination von rotem Kreis mit blauem Dreieck und merkwürdigerweise bemerkte nur eine Person die Veränderung sofort. Alle andern hoben zuerst den Arm und

entdeckten erst dann die Veränderung; es geschah sogar, dass ich sie darauf aufmerksam machen musste. Diejenigen, die den Arm hoben, taten dies ungefähr gleich oft nach der Seite der in der Farbe mit der ursprünglichen Figur übereinstimmenden, als nach der Seite der in der Form mit der ursprünglichen Figur übereinstimmenden Figur (7 nach der Form, 6 nach der Farbe). Die Tatsache, dass man manchmal die Veränderung überhaupt nicht bemerkte, weist darauf hin, dass diese Personen hauptsächlich auf einen der beiden Komponenten achteten und dass es womöglich bei den Menschen wie bei den Affen drei Typen zu unterscheiden gibt, nämlich einen, bei dem die Form die wichtigste Rolle spielt, einen, für den die Farbe von wesentlicher Bedeutung ist und einen, für den beide Komponenten gleich wichtig sind. Namentlich dieser letzte Fall müsste gründlicher studiert werden, denn das nicht Heben des Armes kann auch ganz andere Gründe haben. Es wäre gewiss erwünscht diese Versuche in grösserem Umfang und mit einer genaueren Methodik zu wiederholen.

Es gilt also bei Menschen sowie bei Affen äusserst vorsichtig zu sein mit den Schlussfolgerungen aus den Ergebnissen einer Dressur auf Objekte mit mehreren Merkmalen, da wir nie wissen, worauf der Mensch oder das Tier dressiert worden ist (freie Merkmalwahl). Bevor man also seine Schlüsse zieht, muss die Merkmalwahl durch Analyseversuche untersucht werden. Bei niederen Tieren wird die freie Wahl viel weniger vorkommen und wir dürfen mithin ein weniger variierendes Resultat erwarten.

Ich möchte auch noch darauf hinweisen, dass Kinder im Allgemeinen eine starke Vorliebe für rot haben; bei den Affen habe ich hiervon nichts feststellen können, denn in den ersten Tagen wurden beide Figuren nahezu gleich häufig gewählt.

VII. ÜBERSICHT ÜBER DIE ERZIELTEN RESULTATE

Bevor die Analyse der Wahrnehmung vorgenommen werden konnte, mussten die Versuchstiere zuerst lernen immer eine (die sogenannte positive Figur) von zwei dargebotenen Figuren (rotes Dreieck und blauer Kreis) zu wählen. Überblicken wir die Lernresultate, so fallen gleich die grossen Unterschiede bei den verschiedenen Affen auf. Die Zahl der Versuchstage,

welche die Tiere zur Erlernung der Aufgabe brauchten, schwankte zwischen 18 und 48 (je 50 Versuche pro Tag).

Beim Lernen zeigten sich drei nicht scharf trennbare Typen, welche darin übereinstimmen, dass in den ersten Tagen nichts gelernt wird. Darauf nimmt beim Typus I die Zahl der Fehler regelmässig ab. Beim Typus II fällt die Zahl der Fehler schnell bis auf ungefähr 30 % herab, bleibt daran einige Zeit konstant (Plateau) und nimmt dann schnell weiter ab. Typus III zeigt nach den ersten Tagen, in denen nichts gelernt wurde, ein sehr rasches und kontinuierliches Abnehmen der Fehler, wodurch innerhalb einiger Tage die Wahl um mehr als 90 % richtig wird. Bei den Affen, die den letzten Typus vertraten, war die Dressur meistens am schnellsten beendet. Starke Seitenstetigkeit beeinträchtigte die Lerngeschwindigkeit.

Eine Vorliebe für rot (die Dressurkombination bestand aus einem roten Dreieck und einem blauen Kreis), welche bei jungen Kindern vorkommt, zeigte sich bei den Affen nicht.

Nach beendeter Dressur (d.h. wenn einige Tage hintereinander die Wahl in mindestens 96 % der Fälle richtig getroffen wurde) wurde mit einer grossen Anzahl neuer Kombinationen erforscht, welche Faktoren der Figuren (Farbe, Form) die Wahl beeinflussten. Auch hier ergaben sich wieder grosse Unterschiede bei den verschiedenen Affen! Für manche war die Farbe der wichtigste Faktor, bei andern überwog der Einfluss der Form. Letzteres ist sehr bemerkenswert, denn hier wird also die primitive führende Rolle der Farbe von der höheren Funktion der Gestaltwahrnehmung besiegt. Auch die „Eckigkeit“ bzw. „Rundheit“ der Figuren in den neuen Kombinationen (Rechteck oder Oval) beeinflusste bei manchen Affen die Bestimmung der Wahl. Der von der negativen Figur ausgeübte Einfluss ist bei den Affen gleichfalls sehr verschieden; manchmal spielt diese kaum eine Rolle, während sie für andere Affen viel wichtiger ist als die positive Figur. Dies traf sogar zuweilen so stark hervor, dass einige Affen in der Kombination von negativer Figur mit blanko Karton immer letztern wählten. Bei Affen, für welche die Faktoren der positiven Figur entscheidend waren, wurde in diesem Fall die Wahl ausschliesslich vom Zufall bestimmt.

Diese bedeutenden Unterschiede, die sich sogar bei Affen von derselben Art feststellen liessen, erklären wahrscheinlich die grundverschiedenen Resultate der in den letzten Jahren auf diesem Gebiet angestellten Experimente. Man darf demnach

nicht annehmen, dass die mit einem einzigen Affen erzielten Resultate nun auch ohne weiteres für alle Affen derselben Art oder für Affen überhaupt gelten. Auch hat man oft den grossen Einfluss der negativen Figur auf die Bestimmung der Wahl nicht hinlänglich berücksichtigt und daher falsche Schlüsse gezogen.

Je mehr eine Kombination von der Dressurkombination abweicht, um so mehr wird die Wahl vom Zufall bestimmt. Hiermit soll jedoch nicht behauptet werden, dass die Resultate mit einer Kombination bei allen Affen nun auch immer ungefähr die gleichen sein werden, denn hierfür ist es natürlich wichtig, welche Faktoren die Bestimmung der Wahl am stärksten beeinflussen. So ergeben indifferente Figuren in den Dressurfarben, die auf weissem Karton geklebt sind, bessere Resultate als ein ganz rotes Feld mit einem ganz blauen, und ein grünes Dreieck mit einem grünen Kreis gibt ein besseres Resultat als nur im Umriss mit einer schwarzen Linie gezeichnete Figuren. Wenn die positive Figur unverändert blieb, während bestimmte Merkmale der negativen Figur durch indifferente Merkmale ersetzt wurden, hatte dies meistens weniger Einfluss als wenn man der negativen Figur ein Merkmal der positiven Figur zuerteilte. Bei einigen Affen, deren Wahl fast völlig von dem Faktorenkomplex einer der beiden Figuren bestimmt wurde, war es jedoch von wenig Einfluss, wenn man einen der Faktoren dieser Figur auch auf die zweite übertrug; das Ergebnis stimmte dann ungefähr überein mit demjenigen eines Experimentes, wobei ein entsprechen der indifferenter Faktor angebracht worden war.

Weist der Faktorenkomplex von positiver und negativer Figur zwei Veränderungen auf, so ist hiervon der Einfluss auf die Wahl meistens geringer als die Summe der Einflüsse dieser Veränderungen einzeln; zuweilen stimmte der Einfluss der zwei Veränderungen mit der Summe überein oder er übertraf diese sogar.

Es kam vor, dass dieselbe Figur in einer Kombination oft, in der andern kaum gewählt wurde (z.B. das rote Rechteck), dies hing dann gänzlich ab von dem Gegenstück; d.h. diejenige Figur einer Kombination wurde am häufigsten gewählt, die am meisten Übereinstimmung mit der positiven Dressurfigur zeigte. Die Wahl geschah also eigentlich relativ.

Es kam vereinzelt vor, dass die Ergebnisse zweier Kombinationen sich widersprachen, weil das eine Mal offenbar ein Vor-

herrschen vom Einfluss der Form auf die Bestimmung der Wahl vorlag, während sich das andere Mal ein überwiegender Einfluss der Farbe feststellen liess. Als Erklärung hierfür mag gelten, dass das Tier frei ist in der Wahl der Merkmale, wodurch es immer möglich bleibt, dass die Aufmerksamkeit eines Tieres während der Versuche auf einen andern Faktor hingelenkt wird.

Die 50 mit jeder Kombination angestellten Versuche waren auf 2 Tage verteilt und die Resultate dieser zwei Tage waren fast immer ungefähr gleich. Das Ergebnis der ersten 5 oder 10 Versuche mit einer neuen Kombination wich oft bedeutend von dem mit 50 Versuchen erzielten ab, woraus hervorgeht, dass bei einer kleinen Anzahl von Experimenten der Zufall eine zu grosse Rolle spielt und dass eine derartig geringe Anzahl von Versuchen pro Kombination, wie sie bei manchen Experimenten üblich ist, mithin nicht genügt.

Schliesslich wiesen die Versuche mit Vertauschen des Dressurdreiecks durch ein anders gestaltetes aus, dass die Affen auf eine bestimmte Form dressiert worden waren und nicht auf „Dreieckigkeit“ überhaupt. Wurde das Dressurdreieck um 180° gedreht, so wurde die Wahl in geringerem Masse beeinflusst als bei Verwendung eines Dreiecks von anderer Form.

IX. ÜBERSICHT DER BENUTZTEN FIGURKOMBINATIONEN

Dressurkombination rD (positiv) – bKr (negativ)

Figur- kombination	Kombinations- nummer	Affe Nr.		
		I	III	VI
rKa – bKa	1	56	70	80
rR – bR	2	94	92	80
rO – bO	3	82	88	84
rR – bO	3a			92
rO – bR	3b			56
uD – uKr	4	58	46	68
gD – gKr	5	68	66	90
bD – rKr	6	38	14	64
rD – bD	7	74	82	74
rKr – bKr	7a			80
rD – bR	8	90	90	92
rD – gD	9	90	80	66
rD – gR	10	80	68	92
rD – gO	11	96	76	100
rD – gKr	12	100	80	100
rD – B	13	86	82	96
B – bKr	13a			48

Figur- kombination	Kombinations- nummer	Affe Nr.		
		I	III	VI
rD - rKr	14	64	52	82
bD - bKr	14a			84
rD - rR	15	64	58	80
rDl - rR	16	36	40	46
rDk - rR	17	28	60	60
Dg - rR	18	60	50	68
Dg - bKr	19	100	100	100
rR - bKr	20			96
rDk - bKr	21			96

Dressurkombination bKr (positiv) - rD (negativ)

Figur- kombination	Kombinations- nummer	Affer Nr.			
		IV	V	VII	VIII
bKa - rKa	1	64	60	64	68
bR - rR	2	74	64	72	68
bO - rO	3	64	72	72	70
bO - rR	3a			82	92
bR - rO	3b			52	76
uKr - uD	4	64	54	62	50
gKr - gD	5	78	72	78	70
bD - rKr	6	38		62	50
bKr - rKr	7	92		64	62
bD - rD	7a			98	92
bKr - rO	8	100		64	92
bKr - gKr	9	86		54	58
bKr - gO	10	84		46	68
bKr - gR	11	94		58	64
bKr - gD	12	96		66	84
bKr - B	13	100		52	78
B - rD	13a			100	100
bKr - bD	14	86		66	58
rKr - rD	14a			100	96
bKr - bO	15	86		52	86
bO - rDl	16	100		44	96
bO - Dg	17	100		80	100
bO - rD	17a			100	100
bKr- Dg	19			94	100
bKr- rR	20			62	90
bKr- rDl	21	100		60	96

Die Ziffern in der dritten und den folgenden Spalten dieser Tabelle zeigen n wieviel Prozent der Fälle die zuerststehende der beiden Figuren der Figurenkombination gewählt wurde.

VIII. LITERATURVERZEICHNIS

1. BIERENS DE HAAN, J. A., 1930. Zoologischer Garten und Tierpsychologie in Amsterdam. Der Zoolog. Garten, **3**.
2. ———, 1924. L'effet dynamique des sensations de couleur chez quelques animaux. Arch. Psychol., **19**.
3. ———, 1925. Experiments on vision in monkeys I. Jour. comp. Psych., **5**.
4. ———, 1925. Versuche über das Sehen der Affen II. Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. Physiol., **42**.
5. ———, 1925. Versuche über das Sehen der Affen III. Biol. Zentralbl., **45**.
6. ———, 1927. Versuche über das Sehen der Affen IV–V. Z. vergl. Physiol., **5**.
7. ———, 1928. Über Wahl nach relativen und absoluten Merkmalen. Z. vergl. Physiol., **7**.
8. ———, 1934. Dressurversuche an einem stark motorischen Affen. Biol. Zentralbl., **54**.
9. BÜHLER, K., 1918. Die geistige Entwicklung des Kindes. Jena.
10. BUYTENDIJK, F. J. J., 1918. Considérations de psychologie comparée à propos d'expériences faites avec le singe Cercopithecus. Arch. néerl. Physiol., **3**.
11. ———, 1923. L'importance spéciale du sens de la vue dans les phénomènes de reconnaissance chez les singes inférieurs. Ebenda, **8**.
12. ———, 1924. Über die Formwahrnehmung beim Hunde. Pflügers Arch., **205**.
13. MC. DOUGALL, W., 1931. Insight and foresight in various animals. Journ. comp. Psych., **11**.
14. FISCHER, W., 1929. Über die Bedeutung der Erinnerung für die Ziele der tierischen Handlung. Ebenda., **9**.
15. ———, 1932. Methoden zur psychologischen Untersuchung der Wirbeltiere. Handb. der biol. Arbeitsmethoden, Abt. VI, Teil D.
16. ———, 1936. Tiere mit Gefühl und Verstand. Berlin.
17. HAFEN, G., 1935. Zur Psychologie der Dressurversuche. Z. vergl. Physiol., **22**.
18. HEMPELMANN, F., 1926. Tierpsychologie vom Standpunkte des Biologen. Leipzig.
19. JORDAN, H. J., 1929. Allgemeine Vergleichende Physiologie der Tiere. Berlin.
20. ———, 1934. Gehirn und Seele. Sudhoffs Archiv, **27**.
21. KAFKA, H., 1931. Beitrag zur Psychologie eines niederen Affen. Z. vergl. Physiol., **15**.
22. KAFKA, G., 1922. Tierpsychologie. München.
23. KATZ, D. und RÉVÉSZ, G., 1921. Experimentale Studien zur vergleichenden Psychologie. Z. angew. Psych., **18**.
24. KATZ, D., 1913. Studien zur Kinderpsychologie. Leipzig.
25. KLÜVER, H., 1931. The equivalence in the behavior of monkeys. Journ. of genetic Psych.
26. ———, 1933. Behavior mechanisms in monkeys. Chicago.

27. KÖHLER, W., 1915. Aus der Anthropoidenstation auf Teneriffa II. Abh. Akad. Wiss. Berlin, Nr. 3.
28. ———, 1918. Aus der Anthropoidenstation auf Teneriffa IV. Abh. Akad. Wiss. Berlin, Nr. 2.
29. ———, 1917. Intelligenzprüfungen an Anthropoiden I. Abh. Akad. Wiss. Berlin. Physik. math. Klasse, Nr. 1.
30. KOHTS, N., 1928. Recherches sur l'intelligence du chimpansé par la methode de choix d'après modèle. Journ. de Psych., **25**.
31. KROH, O. und SCHOLL, R., 1926. Über die teilinhaltliche Beachtung von Form und Farbe beim Haushuhn. Zeitschr. für Psych. 1. Abt., **100**.
32. KULPE, O., 1913. Versuche über Abstraction. Ber. über d. I. Kongress für exp. Psych.
33. PAWLOW, I. P., 1928. Conditioned reflexes, translated and edited by G. V. ANREP.
34. PORTIELJE, A. F. J., 1938. Dieren zien en leeren kennen. Amsterdam.
35. RÉVÉSZ, G., 1925. Experimental study in abstraction in monkeys. Journ. comp. Psych., **5**.
36. ———, 1923. Expérience sur la mémoire topographique et sur la découverte d'un système chez des enfants et des singes inférieurs. Arch. de Psych.
37. RÉVÉSZ, G., 1923. Recherches de psychologie comparée, Arch. néerl. de Physiol., **8**.
38. ———, 1925. Abstraction und Wiedererkennung. Zeitschr. für Psych., **98**.
39. ———, 1921. Tierpsychologische Untersuchungen. Zeitschr. f. Psych., **88**.
40. SEIFERT, J., 1923. Zur Psychologie der Abstraction und Gestaltaufassung. Zeitschr. für Psych., **78**.
41. SZYMANSKI, J. S., 1920. Motorische und sensorielle Tiertypen. Biol. Zentralbl., **40**.
42. TELLIER, M., 1933. L'intelligence des singes inférieurs. Mem. Soc. roy. Sc. Liège, **19**.
43. VERLAINE, L., 1927. L'abstraction. Ann. Soc. roy. Zool. Belg. **58**.
44. VOLKELT, H., 1914. Über die Vorstellungen der Tiere. Leipzig.
45. WASHBURN, M. F., 1930. The animal mind. New York.
46. WATSON, J. B., 1909. Some experiments bearing upon color vision in monkeys. Journ. comp. Neur. and Psych., **19**.
47. YERKES, R. M., 1916. The mental life of monkeys and apes. Behav. Monogr., **3**.
48. ———, 1909. The method of Pawlow in animal psychology. Psych. Bull., **6**.
49. ———, 1911. Methods of studying vision in animals. Behav. Monogr. **I**, no. 2.

ÜBER DEN BAU DER GESCHMACKSORGANE AUF DEN PROBOSCISLIPPEN UND DEN BEINEN VON *CALLIPHORA ERYTHROCEPHALA* MEIG.

VON

L. TINBERGEN.

AUS DEM ZOOLOGISCHEN LABORATORIUM DER UNIVERSITÄT, LEIDEN. ¹⁾

In der Haut der Insekten kommen viele Sinnesorgane von verschiedenem Bau vor. Es würde von Interesse sein, die Zusammenhänge zwischen dem feineren Bau dieser Organe und ihrer Funktion zu kennen. Vorläufig ist es noch nicht möglich, zu allgemein gültigen Regeln hierüber zu kommen und zwar vornehmlich wegen Mangel an Tatsachenmaterial. Die experimentelle Feststellung der Funktion einer bestimmten Organart ist ja sehr schwierig und öfters unmöglich. Obendrein kommt es sehr oft vor, dass bestimmte Organe nur sinnesphysiologisch, bzw. nur histologisch untersucht worden sind. Selbstverständlich ist es für eine schnelle Sammlung neuer Tatsachen am vorteilhaftesten, die Untersuchung solcher einseitig studierten Organe zu ergänzen. Aus dieser Überwägung bemühte ich mich, eine histologische Beschreibung der Geschmacksorgane auf den Beinen und auf der Proboscis der Schmeissfliege *Calliphora* zu geben. Eine ausführliche physiologische Untersuchung derselben ist ja von MINNICH (1926, 1930, 1931) vorgenommen worden. Dieser Verfasser stellte fest, dass *Calliphora vomitoria* L. Geschmacksorgane trägt auf der Proboscis, auf dem Tars, auf der Tibia und vielleicht auch auf höher liegenden Teilen des Beines. Obgleich ich in der Literatur anfangs keine histologische Bearbeitung dieser Organe finden konnte, erfuhr ich während der Untersuchung, dass eine histologische Beschreibung derselben jedoch schon vorliegt und zwar von der Hand von Mc INDoo (1934). Die Ergebnisse dieses Verfassers weichen aber sehr von den meinigen ab; sie werden auf S. 90 kritisch betrachtet.

¹⁾ Herrn Prof. C. J. VAN DER KLAAUW bin ich für seine Kritik und sein ständiges Interesse an der Arbeit sehr zu Dank verpflichtet.

MATERIAL.

Da das Versuchstier MINNICHs, *Calliphora vomitoria* L., nicht zur Verfügung stand, wählte ich die sehr nah verwandte Art *Calliphora erythrocephala* Meig. Aus unveröffentlichten Versuchen, welche D. KREGER nach der MINNICH'schen Versuchsmethode mit dieser Art im hiesigen Institut vornahm, ging hervor, dass sie dieselbe chemische Empfindlichkeit in den Tarsen hat wie *C. vomitoria* und einige andere Fliegen [*Phormia*, *Lucilia* (cf. MINNICH, 1926), *Drosophila* (cf. HERTWECK 1931)]. Ob *C. erythrocephala* auch an der Proboscis chemisch empfindlich ist, ist aber nicht bekannt. Die Art ähnelt aber ihrem Bau und ihrer Biologie nach sosehr der *C. vomitoria*, dass ich die Annahme auf mich zu nehmen wage.

TECHNIK.

Für meine Präparate verwendete ich die Beine und die Proboscis von gerade getöteten erwachsenen Tieren und von Puppen in dem Stadium, wo die Pigmentierung anfängt. Hiervon wurden mehrere Stücke fixiert in Freilings (cf. VON FRISCH 1921), Carnoy's (cf. ROMEIS 1932, § 161) und Petrunkevitch's (cf. ROMEIS 1932, § 252) Mischungen. Soweit die Organe von erwachsenen Tieren stammten, wurden sie nach der Fixierung aus 80% Alkohol für ca. 1 Woche in Diaphanol gebracht. Danach wurden auf die übliche Weise Serien aus Paraffinschnitten hergestellt.¹⁾ Die Dicke der Schnitte war 2–5 μ (für die Organe der Puppen) bzw. 5 μ (für die in Diaphanol erweichten Organe). Die Schnitte wurden zum Teil mit Hämatoxylin Heidenhain, zum Teil auch mit Hämatoxylin Ehrlich und Eosin gefärbt.

Ausserdem wurden an fast erwachsenen Puppen spezifische Nervenfärbungen versucht. Mit Methylenblaucinspritzungen von Puppen (ZAWARZIN 1912) konnte ich trotz wiederholter Änderung der Behandlung keine Resultate erzielen. Die Methode nach GOLGI (ROMEIS 1932, § 1439) blieb trotz wechselnder Fixierungs- und Imprägnierungsdauer gleichfalls erfolglos. Die Methode nach RAMON Y CAJAL (ROMEIS 1932, § 1468) gelang einigermaßen bei Verwendung von 6% Silbernitratlösung. Die imprägnierten Organe wurden über Chloroform in Paraffin eingebettet. Der ganze Entwässerungs- und Einbettungsprozess konnte ohne schädliche Folgen innerhalb 5 Stunden ausgeführt werden. Dies ist auch für nach CARNOY fixiertes Material gültig.

Die Ergebnisse der verschiedenen Herstellungsmethoden seien hier kurz verglichen.

Erwachsene Tiere lieferten im allgemeinen nicht so schöne Präparate wie Puppen. Bei ersteren löste sich öfters die Hypodermis von der Cuticula los,

¹⁾ Die mühsame Arbeit des Schneidens wurde zum grössten Teil von Frl. K. NEUMANN auf sorgfältigste Weise unternommen.

was mir nicht von der Diaphanolbehandlung, sondern vom langsamen Eindringen des Fixierungsmittels verursacht zu sein scheint.

Mit Carnoys, Freilings und Petrunkevitch' Mischungen erhält man Bilder von fast gleicher Qualität. Carnoys Mischung hat wegen ihrer einfachen Anwendungsweise grosse Vorteile.

Als Färbemittel gab Hämatoxylin Heidenhain weit schönere Resultate als Hämatoxylin Ehrlich. Die schönsten Bilder erhielt ich, wenn ich nach HEIDENHAIN gefärbte Präparate so wenig differenzierte, dass das Plasma noch ganz blau gefärbt blieb.

Die CAJAL-Färbung gab nur sehr mässige Bilder. Die Fixierung in der Silbernitratlösung ist ziemlich grob. Die Intensität der Färbung wechselt stellenweise sehr. Schliesslich bilden sich die Niederschläge auch in kleinen Kanälchen (z.B. den Pseudopori in der Cuticula) und an der Aussenseite von verschiedenen Membranen, sodass man mit der Beurteilung der Bilder sehr vorsichtig sein muss.

DIE GESCHMACKSORGANE AUF DER PROBOSCISLIPPE.

MINNICH (1931) konnte die Geschmacksgorgane auf der Proboscislippe weitgehend lokalisieren. Durch Reizung der marginalen Haare erzielte er deutliche Reaktionen. Diese Haare, welche in meinem Objekte etwa 40–250 μ lang und an der Basis 4–10 μ dick sind, fallen auf durch den eigenartigen Bau der Chitinteile. Sie stehen eingepflanzt auf einer 0.5 μ oder weniger dicken Chitinmembran, die meistens ein wenig aus der Oberfläche der Cuticula hervorspringt (Abb. 2). Das Haar hat eine sehr dünne (meistens 0.5 μ und dünnere bis zu 0.2 μ), meistens gewellte Wand, die sich in Heidenhain dunkelblau färbt. Exzentrisch in diesem dünnwandigen Haar und mit diesem verwachsen liegt ein ziemlich dickwandiger (1 μ und dickerer) hohler Schacht, dessen Chitin sich in Hämatoxylin Heidenhain meistens gelb färbt. In Querschnitten ist dies sehr deutlich zu sehen (Abb. 3E); in Längsschnitten fällt der Schacht durch die stärkere Lichtabsorption auf. Das Lumen des Schachtes kommuniziert, wie dasjenige des Haares mit dem Inneren des Beines; mit der Aussenwelt steht es aber nicht in Verbindung, oder höchstens an der Spitze und dann mit einer so engen Öffnung, dass man deren Bestehen mit optischen Mitteln nicht nachprüfen kann.

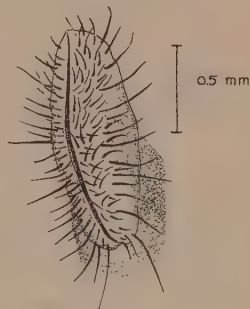


Abb. 1. Skizze der Proboscislippen, ventrale Ansicht. Die Lippen sind fast geschlossen.

An der Basis des Haares liegt eine Zellmasse, welche durch einen wahrscheinlich mit Flüssigkeit gefüllten, jedenfalls optisch „leeren“ Hohlraum von der Haarwurzel getrennt wird. Zwischen diesen Zellen liegen sich in Heidenhain tiefblau färbende Fasern, die, wie später erörtert werden wird, als Nervenfasern aufzufassen sind. Diese Fasern durchqueren zu zwei oder mehr Bündeln vereinigt den Hohlraum.

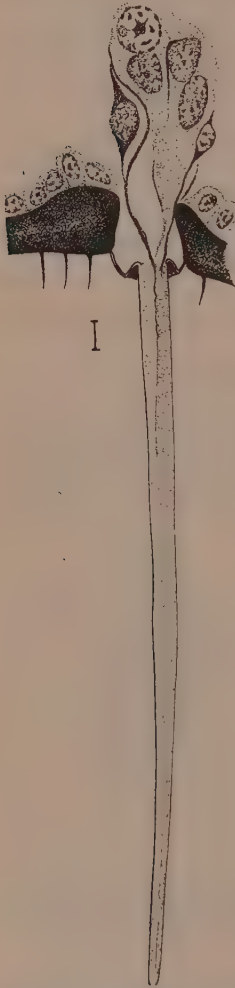


Abb. 2. Marginales Haar der Proboscis. Masstab: 5μ . Technik: Puppe, Carnoy, Heidenhain, 3μ .

Es war ziemlich schwierig, den Verlauf dieser Bündel innerhalb des Haares festzustellen, da die Haarwand sich in Heidenhain so stark färbt. Die deutlichsten Bilder gaben demnach angeschnittene Haare. Mit deren Hilfe konnte in vielen Fällen folgendes festgestellt werden (Abb. 3 A, B, C). Ein Faserbündel läuft nach der Basis des Schachtes und endigt hier ziemlich plötzlich. Die übrigen Fasern verzweigen sich im dünnwandigen Teile des Haares. Wie weit sie hierin durchlaufen, konnte ich nicht feststellen. Von den beiden Arten von Fasern findet man auch in den Querschnitten Reste (Abb. 3 E). In einigen Fällen bekam ich den Eindruck, dass es ausserdem Nervenfasern gibt, die an der dünnen Chitinmembran, auf der das Haar eingepflanzt steht, endigen (Abb. 3D).

Die Hypothese liegt auf der Hand, dass die Fasern, die durch den dünnwandigen Teil des Haares laufen, für chemische Reize besser erreichbar sind als die Fasern, welche zur Basis des Schachtes laufen. Die Geschmacksstoffe würden dann durch die 0.5μ oder weniger dicke Aussenwand diffundieren, was sehr gut möglich erscheint, wenn man in Betracht zieht, dass die Riechorgane der Vespiden durch eine Chitinmembran von $0.3-0.5\mu$ abgeschlossen sind (R. VOGEL 1923). Das kurze Faserbündel würde für chemische Reize aus der Aussenwelt mehr oder weniger unzugänglich sein und durch seine Endung an der Basis des starken Schachtes vor allem imstande sein, Beugungen des Haares zu registrieren.

Dass die Fasern tatsächlich als Nervenfasern aufzufassen sind, geht schon hervor aus der Abb. 2, wo ihre Lage um einen Kern herum ihre nervöse Natur kaum bezweifeln lässt, und weiter noch hieraus, dass ihr Lauf bis zum Proboscisnerv zu verfolgen

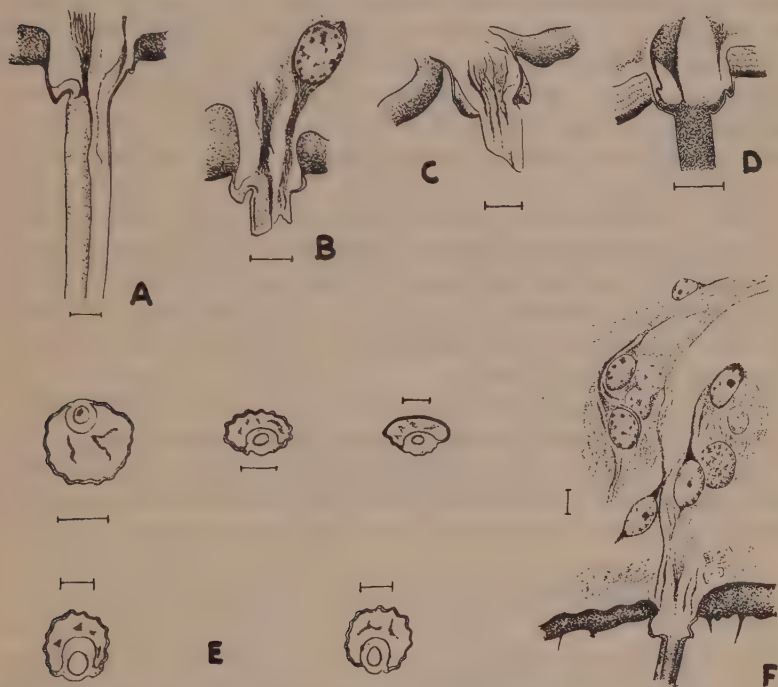


Abb. 3. Marginale Haare der Proboscis. Masstäbe: 5μ . A, B, C, D: angeschnittene Haarwurzeln, bei D laufen vielleicht Nervenfasern zur Basalmembran. E.: Querschnitte; das erste Bild zeigt den kurzen Faserast. F: basale Zellmasse; die Verbindung mit dem Proboscisnerv ist zu sehen. Technik: D: Imago, Petrunkevitch, Diaphanol, Heidenhain, 5μ ; A, B, C, F: Puppe, Carnoy, Heidenhain, 2μ ; E: wie vorige, 3μ .

ist (Abb. 3 F). Schliesslich färben sie sich in den Imprägnationspräparaten manchmal tiefschwarz.

Es erhebt sich die Frage, ob alle in den basalen Zellmassen vorkommenden Kerne als Sinneszellkerne aufzufassen sind. Jedenfalls gibt es in einer basalen Masse meistens mehrere Sinneszellkerne. Einige der Kerne liegen oft aber gänzlich frei von Fasern, so dass man geneigt wäre, sie für Kerne von „trichogenen Zellen“, die keine direkte Funktion in der Reizleitung

haben, anzusehen. Unter den Sinneszellkernen wie unter den vermeintlichen trichogenen Kernen kommen chromatinarme und -reiche, grössere und kleinere vor.

Die Beschreibung, die hier vom Bau der marginalen Lippenhaare gegeben wird, weicht einigermaßen ab von derjenigen, die man in der Literatur findet. KRÄPELIN (1883) beschreibt den Bau der Proboscis bei *Musca* [welche wie bei *Drosophila* (HERTWECK 1931) eine weitgehende Übereinstimmung mit derjenigen von *Calliphora* aufweist] und erwähnt, dass die Haare einen sichelförmigen Querschnitt haben, d. h. an der Stelle, wo ich den Schacht finde, befindet sich eine Rinne. (KRÄPELIN glaubte in den Haaren die chitinösen Abführgänge von Drüsen zu sehen. Die basalen Zellmassen sollten nach ihm innervierte Drüsen sein.) Bei *Calliphora* konnte ich ähnliche Bilder niemals finden. GRAHAM-SMITH (1930) gibt jedoch in einem Schema für die Lippenhaare von *Calliphora erythrocephala* etwa dasselbe Bild wie KRÄPELIN.

MC INDOW (1934) schliesslich gibt für *C. erythrocephala* sehr schematisierte Bilder, welche zweifellos auf ungenauen Beobachtungen beruhen. Nach seiner Fig. 10 würden die Lippenhaare denselben Querschnitt haben wie die einfachen runden Borsten, die von sovielen Insekten beschrieben sind.

DIE GESCHMACKSORGANE AUF DEN BEINEN.

MINNICH (1930) lokalisierte die Geschmacksorgane auf den Beinen nicht so weitgehend wie die der Proboscis. Aus seinen Versuchen konnte er schliessen, dass der ganze Tarsus und die Tibia empfindlich sind. Ob die höheren Beinteile auch empfindlich sind, konnte er aus technischen Gründen nicht untersuchen.

Um die Geschmacksorgane auf den Beinen zu finden, ging ich von der Annahme aus, dass es Sinnesorgane wären, die nicht oder höchstens durch eine sehr dünne Chitinmembran von der Aussenwelt getrennt wären. Beim Durchsuchen von Längs- und Querschnitten fand ich nur an den Haarwurzeln dünne Stellen im Chitin. Zwar sah ich in vielen Schnitten dünne Stellen im Chitin, wo keine Haarwurzel zu sehen war; bei weiterem Nachsuchen zeigte sich jedoch, dass dies immer schief getroffene Haarwurzeln waren.

Dass es ausser den Haarwurzeln bestimmt keine andren

dünnen Stellen im Chitin gab, stellte ich fest, indem ich eine Querschnittserie ($7\frac{1}{2}\mu$) Schnitt für Schnitt durchsuchte. Hierbei wurde auf folgender Weise verfahren. Jeder Schnitt wurde auf dünne Stellen durchsucht und mit dem Zeichenspiegel gezeichnet. Hierauf wurde er auf der Zeichnung des vorigen Schnittes projiziert. Die Reihenfolge der Schnitte war von den Pulvelli proximalwärts; da fast alle Haare distalwärts gerichtet sind, ist von einer schief getroffenen Haarwurzel, von der in einem bestimmten Schnitt nur die Durchbohrung des Chitins und die Basalmembran zu sehen sind, im vorigen Schnitt immer auch die Basis des Haares zu finden.

Auf diese Weise untersuchte ich ein rechtes Mittelbein von den Pulvelli ab bis 500μ distalwärts vom Tibia-Tarsusgelenk. Die verwendete Serie hatte Lücken von einigen Schnitten an den folgenden Stellen: 100μ proximalwärts vom dorsalen Ende des 5. Tarsusgliedes (d. h. 30μ proximalwärts vom ventralen Ende desselben Gliedes); 475μ proximalwärts vom ventralen Ende des 1. Tarsusgliedes; 740μ proximalwärts vom selben Ende.

Die in den untersuchten Teilen vorkommenden dünnen Stellen waren ausschliesslich Haarwurzeln.

Dem Bau nach kann man zwei deutlich verschiedene Arten von Beinhaaren unterscheiden; nicht-innervierte Borsten und innervierte Haare.

Die Borsten haben eine wechselnde Grösse. Die kleinsten sind etwa 90μ lang und an der Basis 4μ dick, die grössten bzw. 360μ und 25μ . Sie haben eine dicke Wand (bei den kleinsten noch etwa $1\frac{1}{2}\mu$ im Durchmesser), welche sich in Hämatoxylin hellgelb färbt. Ihre Oberfläche trägt spiralförmige Gruben. Das Chitin an ihrer Basis ist anders gebildet als bei den innervierten Haaren. Es bildet gleichsam eine Mulde, in der die Haarbasis ruht und welche durch eine enge Öffnung mit dem Inneren des Beines kommuniziert. Die Haarbasis ist durch vermutlich chitinöse Fasern mit dem muldeförmigen Chitin verbunden (Abb. 4 B, C, D). Im Stadium der anfangenden Pigmentierung zeigt die Puppe in diesen Borsten ein körniges Plasma. Letzteres ist der Fortsatz einer Zellmasse an der Basis der Borsten, in der einer oder mehr trichogene Kerne vorkommen (Abb. 4 A). In späteren Stadien verschwindet dieses Plasma und die Zellmasse macht einen degenerierten Eindruck.

Die innervierten Haare sind wie diejenigen der Proboscis dünnwandig. Im allgemeinen sind sie kleiner als die Proboscis-

haare. Die minimale Grösse beträgt 30μ zu 4μ , die maximale 170μ zu 10μ . Dem Bau nach ähneln sie den Proboscishaaren sehr. Sie bestehen also gleichfalls aus einem dünnwandigen Teil (Wanddicke 0.5μ und weniger), in dem exzentrisch ein etwas

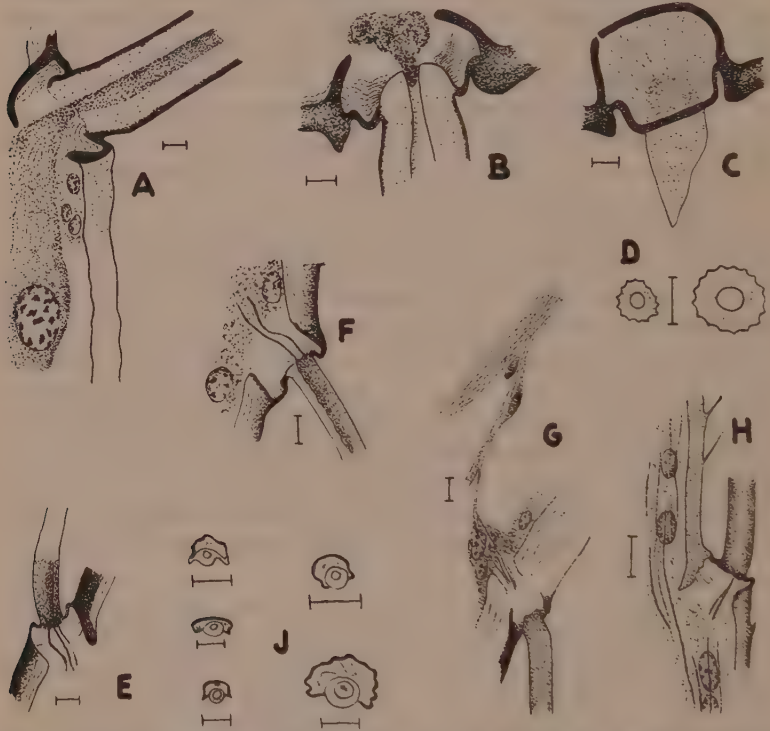


Abb. 4. Haare vom Bein. Maßstäbe: 5μ . A: Borste im Puppenstadium; B: Borste vom erwachsenen Tiere; C: dieselbe Borste, einen Schnitt weiter; D: Querschnitte durch Borsten; E. F. G. H: innervierte Haare, siehe den Faserverlauf; J: Querschnitte durch innervierte Haare, rechts unten ist das kurze Faserbündel sichtbar. Technik: A, E, F, H: Puppe, Carnoy, Heidenhain, 3μ ; J: wie vorige, 2μ ; B, C, D, G: Imago, Freiling, Diaphanol, Heidenhain, 5μ .

dickwandigerer Schacht (Wanddicke ca. 1μ und dicker) liegt (Abb. 4 J).

Der Verlauf der Nervenfibrillen in diesen Haaren ist genau derselbe wie in den Proboscishaaren. Da die Abmessungen der Beinhaare meistens klein sind, war er aber nicht so oft mit Genauigkeit festzustellen wie im Fall der Proboscishaare. Die Abb. 4 E, F, H stellen einige Beispiele dar.

Die an der Basis der innervierten Haare liegenden Zellmassen zeigen meistens dasselbe Bild wie diejenigen der Proboscishaare. Manchmal liegen sie aber vollkommen versteckt zwischen den Hypodermiszellen. Dies ist vor allem der Fall in der Tibia und im ersten Tarsusglied (Abb. 4 H). Hier laufen die von den Haaren herkommenden Nervenfasern über eine grössere Strecke an der Innenseite der Cuticula entlang, während sie in den letzten Tarsusgliedern meistens gerade zum zentralen Nerv laufen (Abb. 4 G).

Auch der äusseren Form nach weichen die innervierten Haare etwas von den Borsten ab. Meistens sind sie an der Basis und der Spitze etwas gekrümmt, während die Borsten ganz gerade sind. Am lebenden Tier sind sie, wie ich hinterher erst sah, mit starker Lupenvergrösserung (bei auffallendem Lichte) an diesen Merkmalen leicht zu unterscheiden. Abb. 5 gibt ein Beispiel.

Es zeigte sich bei der Betrachtung vom lebenden Material auch, dass die innervierten Haare meistens weiter abstehen als die Borsten und dass sie nur an der Basis pigmentiert sind, während die Borsten ganz schwarz sind. Schliesslich liess sich der Unterschied in Beschaffenheit zwischen den zwei Haartypen leicht feststellen. Die innervierten Haare geben schon bei der geringsten Berührung nach, während die Borsten fast nicht beweglich sind.

Die Verbreitung der zwei Haartypen über das Bein wurde mit Hilfe von Serienschnitten, von in Diaphanol gebleichten Totalpräparaten und von frischem Material (Lupenvergrösserung) untersucht.

Die Borsten sind zahlreicher als die innervierten Haare. Auf der Tibia und auf dem Tarsus stehen sie in vielen Längsreihen angeordnet; auf dem Femur haben sie eine mehr zerstreute Aufstellung. Auf dem Vorderbein bilden sie obendrein einige sehr dichte Felder an der ventralen¹⁾ Seite der Tibia und der



Abb. 5. Dorsale Ansicht der drei letzten Tarsusglieder; Mittelbein. Gerade getötetes Tier.

¹⁾ Die hier verwendeten Bezeichnungen „kaudal“, „rostral“, „dorsal“ und „ventral“ beziehen sich auf die Lage welche die Beinteile beim sitzenden Tiere einnehmen.

drei ersten Tarsusglieder; auf dem Hinterbein sind gleichfalls sehr dichte Felder ventral und an der ventralen Hälfte der kaudalen Flächen derselben Glieder zu finden. Auf dem Mittelbein ist die Verteilung eine viel regelmässigere. (Es sei in dieser Hinsicht erwähnt, dass *Calliphora* den Kopf mit dem Vorderbein, das Abdomen mit dem Hinterbein putzt.) – Am distalen Ende der Tibia und jedes Tarsusgliedes stehen sehr starke Borsten.

Die innervierten Haare kommen auf der Tibia und dem Tarsus aller Beine vor. Sie stehen einzeln oder in Reihen von 3–4 zwischen den Borstenreihen. Sie kommen auf den genannten Gliedern überall ausser in den dichten Borstenfeldern des Vorder- und Hinterbeines vor. Sehr lange innervierte Haare

stehen auf der rostralen Seite des Vorderbeines, am distalen Ende der Tibia und jedes Tarsusgliedes.

Da keine anderen Sinnesorgane mit dünner Chitinwand in den Beinen gefunden wurden, müssen die innervierten Haare die Geschmacksorgane sein, deren Anwesenheit nachgewiesen worden ist. Hierfür spricht auch die Übereinstimmung im Bau mit den Proboscishaaren, deren Geschmacksfunktion in der nah verwandten *Calliphora vomitoria* L. ja experimentell bewie-

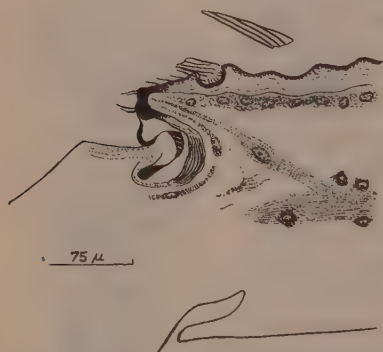


Abb. 6. Sinnesorgan im Gelenk zwischen erstem und zweitem Tarsusglied. Technik: Imago, Freiling, Diaphanol, Heidenhain, 5%.

sen ist. Die Verbreitung über dem Bein schliesslich ist zwar in Übereinstimmung mit MINNICH'S Lokalisierung, kann aber nicht als Argument verwendet werden, da dieser Untersucher, wie schon erwähnt, aus technischen Gründen das Geschmacksvermögen der proximal von der Tibia liegenden Teile nicht nachprüfen konnte.

Der Bau der innervierten Haare sowie die Abwesenheit einer Innervierung bei den Borsten könnten darauf hinweisen, dass erstere auch Organe des mechanischen Sinnes sind.

Zu ganz anderen Schlüssen kommt MC INDOW (1934). Dass es zwei ganz verschiedene Haartypen auf dem Beine gibt, scheint ihm entgangen zu sein. Er meint die chemischen Sinnes-

organe in „olfactory pores“ auf dem ventralen Rand des distalen Endes jedes Tarsusgliedes zu finden. Obgleich seine Abbildungen sehr schematisiert sind, glaube ich doch die von ihm beschriebenen (l. c., fig. 8) Organe zurückgefunden zu haben (Abb. 6). Es handelt sich hier um eine grosse Sinneszelle, deren peripherer Fortsatz bis an die Chitinwand zu folgen ist und deren zentraler Fortsatz in den Beinnerv ausläuft. Wo der periphere Fortsatz auf die Cuticula stösst, mass ich aber eine Chitindicke von $7\frac{1}{2}\mu$. Auf Mc INDOOS Fig. 8 H ist die Dicke der Chitinmembran etwa zweimal der Durchmesser der benachbarten Haare, was nach den oben mitgeteilten Messungen mindestens 8μ sein muss. Eine chemorezeptorische Funktion kann man diesem Organ also schwerlich zuschreiben. Nicht ganz unwahrscheinlich kommt mir die Hypothese vor, dass es ein Organ sei zur Wahrnehmung des Beugungszustandes bezw. Druckes im Gelenk.

Nebenbei sei erwähnt, dass die Versuche, mit denen Mc INDOO zu zeigen glaubt, dass die Beine keine „Kontakt-chemoreceptoren“, wie MINNICH es nachwies, sondern Geruchsorgane enthalten, nicht sehr zuverlässig sind. Dies wird darum betont, weil die Folgerungen Mc INDOOS ohne weitere Kritik in der zusammenfassenden Literatur aufgenommen sind (IMMS 1937). Mc INDOO macht seine Folgerungen aus Versuchen, bei denen Fliegen, welche noch im Besitz ihrer Antennen waren, die Proboscis ausstülpten, wenn auf einige mm Distanz von ihrem Tars mit Zuckerwasser getränkte Watte gehalten wurde. Mit Vernachlässigung der Tatsache, dass man sich wundert, dass eine reine Zuckerlösung als Duftstoff wirkt, war dieser Schluss darum nicht erlaubt, weil man bei mehreren Insekten schon bewiesen hatte, dass die Antennen die Träger von Geruchsorganen sind. Nach dem Erscheinen van Mc INDOOS Arbeit bewies HARTUNG (1935), dass dies auch bei der Art *Calliphora erythrocephala* der Fall ist.

Zum Schluss wäre eine Vergleichung der hier beschriebenen Organe mit anderen Geschmacksorganen der Insekten erwünscht. Leider ist hier der erwähnte Mangel an Tatsachenmaterial sehr stark fühlbar. So hat man, soweit ich weiss, den genauen Sitz des Geschmacks im Munde und auf den Mundwerkzeugen niemals experimentell untersucht, so dass die hierzu dienenden Organe nicht in die Vergleichung mitbezogen werden können. Wenig besser ist man unterrichtet über den Sitz des tarsalen Geschmackssinnes, welcher ja ausser bei Fliegen auch bei einigen Tagfaltern (MINNICH 1922, WEIS 1930) und bei der Honigbiene (MINNICH 1932) vorkommt. Bei dem Falter *Pyrameis* hat ELTRINGHAM (1934) die hierzu dienenden Sinnes-

organe gefunden. Es sind normalgebildete, dünnwandige Haare, in denen die Nervenfasern bis an die Spitze laufen. Bei der Bananenfliege *Drosophila melanogaster* suchte HERTWECK (1931) die Chemoreceptoren auf den Tarsen, „konnte aber ausser den allgemein vorkommenden Chitinhaaren keine besondere Organe (Poren, Flächenkegel usw.) feststellen“. Leider geht der Verfasser nicht weiter auf diese Sache ein. Bei der Honigbiene ist der Sitz des tarsalen Geschmackssinnes meines Wissens nie untersucht worden.

LITERATUR.

- ELTRINGHAM, H. (1934): On the tarsal sense-organs of Lepidoptera. Proc. Roy. Entom. Soc. London, **81**, 33.
- FRISCH, K. VON (1921). Über den Sitz des Geruchssinnes bei Insekten. Zool. Jhrb. Abt. Allg. Zool. u. Physiol. **38**, 449.
- GRAHAM-SMITH, G. S. (1930). Further Observations on the anatomy and function of the proboscis of the blow-fly *Calliphora erythrocephala* L. Parasitology **22**, 47.
- HARTUNG, E. (1935). Untersuchungen über die Geruchsorientierung bei *Calliphora erythrocephala*. Zs. vergl. Physiol. **22**, 119.
- HERTWECK, H. (1931). Anatomie und Variabilität des Nervensystems und der Sinnesorgane von *Drosophila melanogaster* (Meigen). Zs. wiss. Zool. **139**, 559.
- IMMS, A. D. (1937). Recent Advances in Entomology. 2nd Edition. London.
- KRÄPELIN, K. (1883). Zur Anatomie und Physiologie des Rüssels von *Musca*. Zs. wiss. Zool. **39**, 683.
- MC INDoo, N. E. (1934). Chemoreceptors of blow-flies. J. Morphol. **56**, 445.
- MINNICH, D. E. (1922). The chemical sensitivity of the tarsi of the red admiral butterfly, *Pyrameis atalanta* Linn. J. exper. Zool. **35**, 57.
- (1926). The chemical sensitivity of the tarsi of certain Muscid flies. Biol. Bull. **51**, 166.
- (1930). The chemical sensitivity of the legs of the blow-fly, *Calliphora vomitoria* Linn. to various sugars. Zs. vergl. Physiol. **11**, 1.
- (1931). The sensitivity of the oral lobes of the proboscis of the blow-fly *Calliphora vomitoria* Linn. to various sugars. J. exper. Zool. **60**, 121-139.
- (1932). Contact receptors of the honey bee. J. exper. Zool. **61**, 375.
- ROMEIS, B. (1932). Taschenbuch der mikroskopischen Technik. 13. Aufl. München.
- VOGEL, R. (1923). Zur Kenntnis des feinen Baues der Geruchsorgane der Wespen und Bienen. Zs. wiss. Zool. **120**, 281.
- WEIS, I. (1930). Versuche über die Geschmacksrezeption durch die Tarsen des Admirals *Pyrameis atalanta* Linn. Zs. vergl. Physiol. **12**.
- ZAWARZIN, A. (1912). Histologische Studien über Insekten. II u. III. Zs. wiss. Zool. **100**, 245 u. 447.

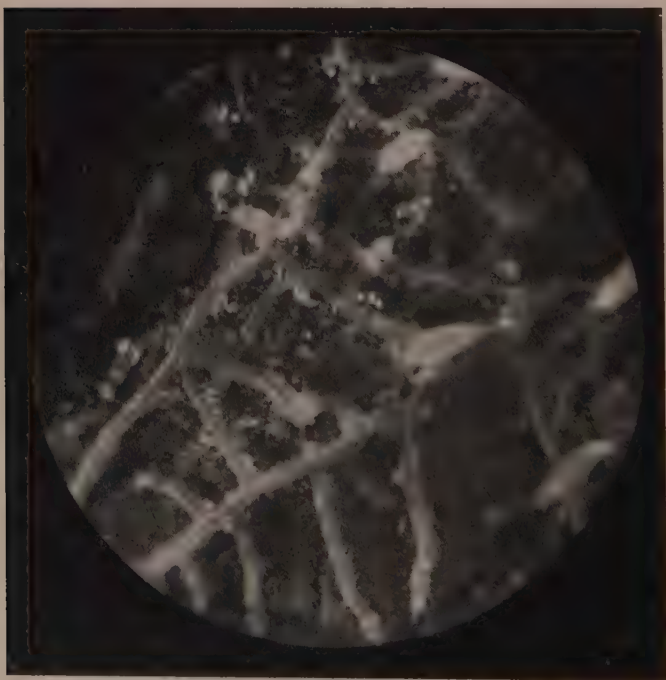


Fig. 4. Microphotograph (D. KREGER) of network of stolons on a smooth black stone. Ramification in the form of a feather.

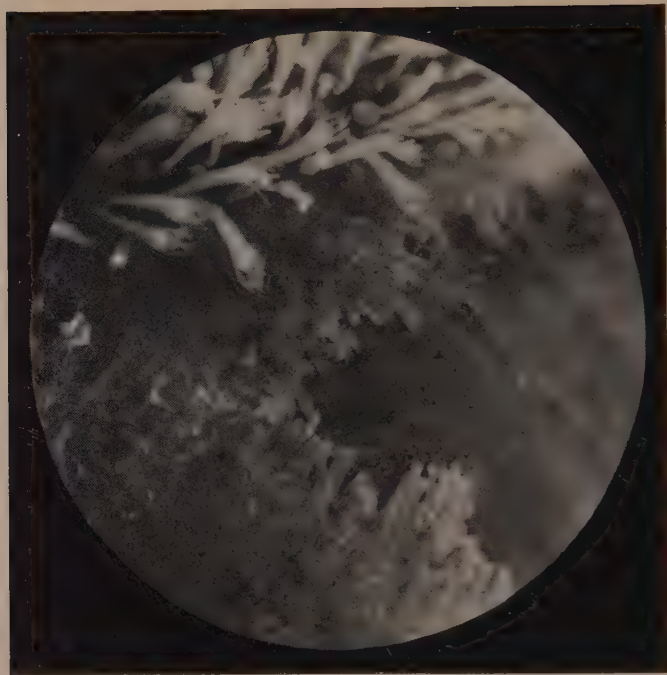


Fig. 6. Microphotograph (D. KREGER) of the meeting of the growing borders of two colonies on a greyish blue *Natica*-shell. The colony on the right has blastostyles.

PRELIMINARY NOTES ON EARLY STAGES IN THE GROWTH OF COLONIES OF HYDRACTINIA ECHINATA (FLEM.)

BY

K. SCHIJFSMA.

INTRODUCTION

When examining a number of Hydractinia-covered shells inhabited by *Pagurus bernhardus* L., one is struck by the fact, that by far the greater part is homogeneously covered with a single colony of the Hydroid, whereas one would expect many chances for a covering by more than one colony as a result of several planulae settling on one and the same shell. According to the following observations on shells brought in by fishermen to the Zoological Station at Den Helder at different times, the percentage of homogeneously covered shells in the neighbourhood of Den Helder can be estimated at about 60 %.

	Total number of covered shells	homogeneously covered	percentage
I	60	37	62 %
II	62	37	60 %
III	30	18	60 %
IV	36	32	89 %

So without exaggeration the percentage of homogeneously covered shells can be put at 60 %.

Theoretically there are two possibilities of explaining this high percentage:

- 1°. as a rule indeed only one planula develops on each shell;
- 2°. when two or more planulae fix themselves upon one shell, the young colonies in growing out and meeting may fuse into one colony.

Probably either of these possibilities will be realised in a number of cases. Indeed the fusing of planulae has been ascertained by direct observation by TEISSIER (1929), who describes and gives a figure of three planulae fixed close together and

merging into one colony. Undoubtedly this will be of rather common occurrence, for the planulae often settle in each others vicinity. I had many occasions to observe this when rearing planulae from the eggs. And though admitting that conditions in a dish of seawater will be exaggeratedly favourable for the gathering of planulae in groups on the same shell, natural environment will probably also permit of its occurring in not a few cases.

Accepting this possibility one is inclined to ask:

Why do not the planulae *always* fuse to one colony? Whence the 40 % of shells covered by more than one colony? Naturally one is inclined to seek an explanation in the age at which the stolons meet. For it stands to reason, that fusion will be the easier the younger the colonies. Probably the degree of development of the skeleton will prove one important factor and sexual maturity another.

And here, concerning the sex of the colonies, other questions suggest themselves. Is sex already definite in the planulae? And if so, how do they affect each other when fusing?

TEISSIER's view (1929) seems to offer the simplest and most natural explanation: „que le sexe n'est pas encore déterminé au stade planula et qu'il ne se précise que dans une colonie déjà différenciée, à un moment où celle-ci, malgré la multiplicité de son origine, a acquis une individualité unique.”

But what happens when a planula settles close to a young colony, which, being some days older, has reached a somewhat more advanced stage of development at the moment of their meeting? Will they fuse, and will the older impose its sex on the younger?

I tried to inquire into some of these questions experimentally at the Zoological Station at Den Helder in the summer of 1937. Chiefly owing to technical difficulties the results were disappointing, but as some few observations on the early growth of the colonies seem to me worth recording, they are given here for what they are worth.

METHOD

My chief aim was to rear small numbers of planulae on several shells (say one to half a dozen on each of them) to see what the margins of the growing colonies would do on meeting and whether the colonies would affect each other sexually.

Now it would be most valuable if one could exactly regulate the number of planulae on each shell and the distance between them. This was practically impossible, for I dared not manipulate the fragile planulae (which are only just visible to the naked eye) for fear of damaging them. And if one were to remove most of the planulae from the dish, leaving only the number wanted on the shell, the chance of their settling on it

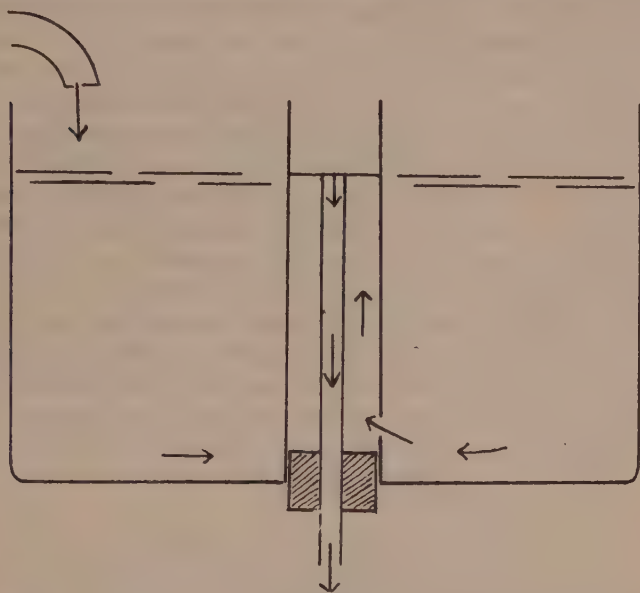


Fig. 1. Diagram of the aquarium with water-current along the bottom.

would be too small, or in fact negligible. For these reasons I have confined myself to my former method (1934) of rearing planulae from the eggs, adding young Paguri with clean shells for them to settle upon. So the early stages of growth of the colonies and their eventual meeting could be observed.

The rearing of young colonies also succeeds on stones, provided that these lie in a sufficiently strong water current. In order to secure this an aquarium with a strong current along the bottom was used (fig. 1).

It seems essential that the planulae can choose for themselves the places in which to settle, for the colonies only thrived when mobile planulae had been introduced into the aquarium, and

not when stones with the planulae already fixed on them were brought into it. The particular importance of this freedom of choice is also apparent from the fact, that two colonies even on the same stone do not always thrive to the same extent. For instance between July 16th and 22nd a colony consisting of one small and eight larger polyps and two buds increased to thirty-five hydranths, whereas another colony on the same stone showed only little progress: from four polyps and a small one to six and a bud. And so when the growth of the colonies was rather variable during different periods, I attribute this for the greater part to my not putting the stones back at exactly the same spots after examination under the binocular.

Another factor causing difficulties is the amount of silt carried by the water, for dirt accumulating on the colonies is noxious and may even cause the total disappearance of a group of polyps. (Therefore cleaning of the aquarium at regular and not too long intervals must not be neglected.)

Because of these facts I refrain from mentioning the increase (every two or three days) in numbers of hydranths of my colonies as an index of average rate of growth: conditions have not been kept sufficiently constant for their being of any value.

OBSERVATIONS

1. Concerning the place, where planulae fix themselves, it is a matter of course that they prefer surfaces with some relief, some kind of sculpture, as they have a better "foothold" there. On a Gasteropod shell the sutures, the lines of growth, the umbilicus and every crack, furrow or pit (caused by some damage done to the shell) furnish such favourable spots. When the shell is infested with *Balanus*, planulae often settle at their base, where something like a suture is formed (fig. 3d). Likewise on stones the more or less rough and uneven spots are selected.

2. The growing out of the first stolons is not always easily visible, largely depending on the nature of the substrate. On *Littorina* or yellowish *Natica*-shells or greyish-yellowish-brownish stones with a somewhat granular surface, the stolons are hardly discernible. Greyish-blue *Natica*'s are better and on a nearly black smooth stone the network stands out to perfection (fig. 2).

When a planula has settled in a suture of a Gasteropod shell the first stolon in growing out will keep to the suture. At

irregular distances this stolon produces new hydranths and side-stolons, which branch off at approximately right angles from the main stolon. Often these side-stolons strike a line of growth and follow it up (fig. 3). Of course when a stolon subsequently meets with some other unevenness, this influences its course.

When a stolon grows out freely on the surface of a stone (where no sutures and lines of growth "suggest" right angles) the side-stolons generally turn off at angles somewhat less than 90° . As the side-stolons in this case as a rule appear at both sides of the main stolon, the system usually assumes the form of a feather (fig. 4).



Fig. 2. Network of stolons of young colony growing on a smooth black stone. Two spinules are visible to the right.

Later on when manifold anastomoses between the stolons appear and a network of ever increasing density is formed, sharp angles are of common occurrence (figs. 2 and 4).

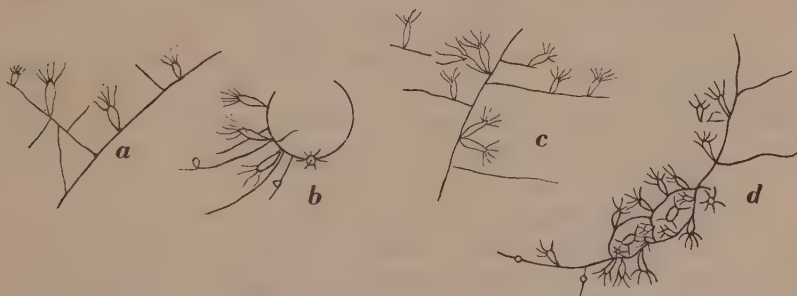


Fig. 3 (*a, b, c, d*). Very young colonies, the main stolon of which grows in the suture, the side-stolons at \pm right angles, often along lines of growth on the shell. Fig. 3*d* with *Balanus*.

The course that the stolons take in growing out, the pattern of side-stolons and consequently the shape of the young colony vary in many ways. Sometimes long stolons are formed with scanty polyps and side-stolons: the colony rapidly spreads itself

in certain directions and quickly covers a wider area there, but it remains rather thinly scattered (fig. 5). In other cases the stolons are more ramified, anastomoses occur earlier and new hydranths are formed at smaller distances. So the colony becomes a much denser group, which increases more regularly in all directions.

Between these two extremes there are of course many intermediate forms and one strongly gets the impression, that these differences are brought about by the nature (sculpture) of the surface on which the colony is growing. For instance in my best show-object the planula(e) has (have) settled in a deep groove in the side of a stone and the colony in growing out followed this fissure to the upper-surface of the stone, where the stolons spread in several directions.

But other factors exert their influence as well. Though I cannot adduce facts to prove it, I have no doubt that direction and strength of the water current are such agents. (Literature furnishes other examples of the influence of water motion on the outward appearance of Hydroids: vide BRINK 1925 and MOTZ-KOSSOWSKA 1905, but as these cases have very little in common with our present subject, I refrain from referring to them.)

Silt or a covering of sessile organisms also proved an obstacle for the growing out of Hydractinia colonies. A long stolon of one of my colonies growing on a stone struck an area covered with Diatoms, sessile Protozoa and the like. It avoided this corner of the stone and skirted the "scrubs" and all the side-stolons appeared on the opposite side. As a matter of fact one seldom finds Hydractinia in combination with other sessile organisms, except *Balanus*, whose exoskeleton is as good a substrate for the Hydroid as a shell.

3. At a more advanced stage of development one does not see a distinct network of stolons any more, but a solid layer, faintly marbled as a reminiscence of the former reticular condition. Indeed MARGARET COLLCUTT (1898), who studied microscopical sections of Hydractinia, describes how at a certain distance from the border of the colony (i.e., at a certain stage of development) the ectoderm of all stolons fuses to a double layer: a bottom layer in close contact with the substrate and a top layer forming the free upper surface of the colony. Between these two strata of ectoderm the entoderm remains reticular: evidently it causes the marbling mentioned above.



Fig. 5. Semidiagrammatic view of a colony, which extends itself by means of long, radiating stolons; *a* and *b*: 2 stages of development on July 23rd and Aug. 4th.

I have not observed in detail the formation of the skeleton. According to COLLCUTT its development begins with the thickening of the periderm which lies under the bottom layer of ectoderm and adheres to the substrate. Nearly at the same time the periderm at the sides of the stolon is thickened and built higher so as to constitute ridges. Then spines and spinules are formed, the latter especially along the above mentioned ridges. In my colonies the first spinules appeared between 47 and 80 days (47, 50, 57, 58, 63 and 80) after the settling of the planulae. Undoubtedly some of these periods will have been lengthened by the unfavourable inconstancy of the conditions in the aquarium (see above); so perhaps the average time under natural conditions may be estimated at a period of 40 to 55 days. Of course the spinules appear first in the oldest parts of the colony and gradually spread over younger regions.

4. Approximately at the same time as the spinules the blastostyles make their appearance. They are shorter than the hydranths, more or less flask-shaped with slightly curved sides and crowned by a circle of knob-like tentacles. The "neck" is often surrounded by an orange-coloured band, which is rather conspicuous. Blastostyles are clearly visible in fig. 6.

When I was obliged to stop these observations most of my colonies had not yet reached the next stage of development: with one exception, they had not yet produced gonophores. This was an exemplary object, carried by a *Pagurus* in a light greyish blue *Natica*-shell. The colony extended itself very regularly (owing to the cleanness and smoothness of the substrate) from the left to the right and from the lip of the shell backwards over the last whorl. It had been formed by several planulae, which had settled on July 17th and on September 2nd one or two small spinules were visible. On September 3rd several spinules and some blastostyles had appeared. So spinules and blastostyles came after 47 and 48 days and on November 5th, after 111 days, many blastostyles had formed gonophore buds (in the interval they had only increased in numbers). Though this is an indication, that conditions in the aquarium were favourable enough for *Hydractinia* to reach sexual maturity (a point concerning which I had had my doubts), I cannot report anything about an eventual affecting of the sex of one colony by another, for the buds were as yet too young to discern their sex when I had to stop this work.

5. Concerning the meeting of two colonies I could observe the following facts. In some cases small colonies (situated along a suture) seemed to fuse completely. As their stolons, growing in sutures, were not clearly visible, this conclusion is only based upon the total absence of any line of demarcation between parts, which had certainly been formed by different planulae. I take it that in these cases the colonies met at a very early stage of development.

But two stones and four *Pagurus*-houses presented quite another aspect of the meeting. At first I noticed between two colonies an "untidy", dull, light greyish-brown spot, where many stolons grew in a tangle and several stood erect. Sometimes these spots were also marked by long slender tentaculozoids. In the beginning the connection of these patches with the colonies was not very clear, but gradually these more or less isolated patches developed into an indubitable zone of demarcation between the two colonies. It looks as if the growing borders of two colonies, in striking together and checking each others progress, are stimulated to very active growth and ramification, resulting in the formation of a dense fringe of intertwined stolons.

This is very nicely illustrated by fig. 6, a microphotograph for which I am indebted to Mr. D. KREGER. It represents a view on the last whorl of a small greyish blue *Natica* with two colonies of *Hydractinia*, the right one of which grows from the suture to the left and the left one from the left end of the lip to the right. Each colony has beyond the part covered with hydranths a dull greyish-brown margin with faint marbling (= double layer of ectoderm with network of entoderm between, cf. 3) and ending in a fringe of short free stolons. These are the growing borders, which push on from the left and the right. At the back of the whorl (the bottom of the fig.) they are still separated by a clean, uncovered triangle, but nearer to the lip (top of the photo) they meet along a line running about parallel to the suture. And here the short free stolons intertwine to a "frizzy" and dense fringe.

Between full-grown specimens (not reared, but collected from the sea), which have occupied all available space on the shell, this fringe has disappeared. In its place one sees a zone of very compact homogeneous greyish-brown tissue of velvety appearance and absolutely devoid of hydranths. Along its middle runs a very thin, whitish line: the actual frontier between the

two colonies. In some cases the skeleton shows a considerable ridge under this border zone, as if the stolons, lacking space in the horizontal plane, tried to find room in growing vertically upwards against each other.

It is remarkable, that such a hydranthless margin never occurs when the borders of one and the same colony meet in growing all round a shell. So there must be an essential difference in the contact of these stolons and of those belonging to distinct colonies.

CONCLUSIONS

The observations described above show:

1°. Planulae of *Hydractinia echinata* (Flem.) preferably settle on granular surfaces or in sutures, fissures etc.

2°. The developing stolons generally follow sutures or similar sculptures.

3°. The course of the stolons is influenced by external factors, first of all the structure of the substrate on which they grow, but probably also by water currents and quantity of silt.

4°. When more than one planula settle on a shell, the colonies, when quite young, seem to fuse completely. When they meet at an older (perhaps different) age a remarkable zone of demarcation is formed.

LITERATURE

- BRINK, R. (1925). Beiträge zur Herstellung einer rationellen Hydroiden-systematik. Tijdschr. der Ned. Dierk. Ver., 2e serie, Dl. XIX.
- COLLCUTT, M. C. (1898). On the structure of *Hydractinia echinata*. Quart. Journ. Microsc. Sc. N.S. Vol. 40.
- MOTZ-KOSSOWSKA, S. (1905). Contribution à la connaissance des Hydraires de la Méditerranée occidentale, I, Hydraires gymnoblastiques. Arch. de Zool. exp. et gén. (4), T. 3.
- SCHIJFSMA, K. (1934). Observations on *Hydractinia echinata* (Flem.) and *Eupagurus bernhardus* (L.). Diss. Leiden; Arch. Néerl. Zoologie, T. 1 (1935).
- TEISSIER, G. (1929). L'origine multiple de certaines colonies d'*Hydractinia echinata* (Flem.) et ses conséquences possibles. Bull. Soc. Zool. France, Vol. 54.

INQUIRY INTO THE IDENTITY OF THE GREEN COLOUR FROM THE SPINE OF THE SEA PIKE

BY

M. WAGENAAR.

The sea pike (*Belone belone* L.) is one of the few fishes, where in the skeleton a grass-green substance is secreted, which i.a. is the reason that this specimen, as an article of consumption, is not much in demand in comparison to other fish, that have a colourless bone.

A green colour always arouses the suspicion of the consumers when it is found in articles of food of animal origin. The sea pike is a very convincing example of this.

No information is to be found in literature about the identity of this pigment. The mere fact of its occurrence is mentioned everywhere, but not a single notice is made concerning the chemical composition of this colouring matter.

The most reasonable supposition is, that this pigment is related to the blood-colouring matter, haemoglobin.

In order to be able to collect some information about this, it was tried to gather this pigment from the spine by extraction. Not by a single liquid this could be accomplished, not even by pyridin, the well-known means of extraction for haemoglobin and its derivatives. Evidently the pigment is extremely firmly fixed in the bony tissue.

So the only possible way that remained was, to approximate the kind of pigment in the tissue. The pigment is not confined to the bony tissues, but also occurs in a part of the chorda.

Thus an intensely green, soft part of the chorda was isolated and examined in the micro-spectral apparatus constructed by Zeiss-Aobe. The spectrum appeared to agree with that of sulfomethaemoglobin, a substance, that can be obtained by reducing oxy-haemoglobin by means of hydrogen-sulphide. This substance is green (though much less beautifully tinged than the pigment in question) and is i.a. the cause of the appearance of spots on cadavers. If one has not such a micro-

spectral apparatus at ones disposal, one can also make shift with a provisory drawing-up by means of a microscope and a small direct vision spectroscope

To this purpose one seeks the image, takes out the ocular and replaces this by a flat ring or an annular piece of paste-board; on this the small spectroscope is placed, after which the observation can be made at once.

When under a cover-slip a very small quantity of blood, e.g. a fibre covered with blood, is drenched with a drop of reagent of the following composition: 1 g sodiumthiosulfate, 10 cc water, 10 cc caustic soda 10 %, 15 cc glycerin and 15 cc pyridin (*Zeitschr. Anal. Chem.* **79**, 101, 1930), one notices shortly after a very peculiar change of colour. The haemoglobin (also though it is very stale) is dissolved and cleared. A beautiful grass-green colour is formed, that looks very much like the colour in the spine of the sea pike. The spectroscopic observation agrees with this.

Soon however (when heated on the waterbath very shortly after) the grass-green colour changes into an olive tinge and in the end it forms an intensely red colour, while crystals appear. In the same way the beautiful crystals (of haemochromogen) show a very peculiar spectrum.

This manipulation, which is exceedingly useful e.g. for indicating in criminology minimum quantities of blood in a textile fibre with absolute security, may be applied unchangedly to a green coloured piece of tissue from the chorda of the fish. Indeed, when this is really coloured by sulfo-methaemoglobin, then there must be obtained, by influence of the reagent mentioned before, haemochromogen crystals too.

This reaction succeeds indeed without any difficulty and so the identity mentioned before becomes very probable.

A similar experiment can be made with a reagent that demolishes the haemoglobin still further. When a few rests of blood are drenched with strong sulphuric acid, already in the cold the colouring matter is seen to change into intensily red. This red colouring matter (a derivative of haemoglobin which is free from iron) also has a peculiar spectrum; it is haematoporphyrin, that is indeed very peculiarly coloured, but unfortunately not crystalline like haemochromogen. However, haematoporphyrin radiates gorgeously when it is irradiated by ultra-violet light and may be recognized in such a manner.

When a piece of chorda tissue is drenched with cold concentrated sulphuric acid, an intensely red colour develops, that, by irradiation with ultra-violet light, produces the same nicely red luminescence as haematoporphyrin.

One question, however, remains unsolved here. When oxyhaemoglobin is reduced to haemochromogen in the way described above, one passes a "labile" stage, the green transition, the formation of sulfo-methaemoglobin.

This reaction can take place very slowly under certain circumstances, or it can be much accelerated by heating, finally, however, it always takes place. One does not succeed in keeping the green colour in preventing the further reduction to haemochromogen.

This, however, is what occurs in the body of the sea pike. Here the green colouring matter is durable and can only be forced into further reduction by appliance of the reagent. If, to imitate the grass-green spinal column, one takes a red spine of a herring and drenches part of it with the reagent, one succeeds indeed in obtaining a green-pigmented spine. This pigment appears to be no more lasting, but to change into the intensely red haemochromogen.

EINE NEUE CHAETODERMA-ART: CHAETODERMA HOFFMANNI NOV. SPEC.

VON

H. A. STORK

AUS DEM ZOOLOGISCHEN LABORATORIUM DER REICHSUNIVERSITÄT UTRECHT

In der Solenogastren-Sammlung des Utrechter Zoologischen Laboratoriums fand sich eine neue *Chaetoderma*-Art, deren Beschreibung hier jetzt folgt. Leider ist nur das Vorderende des Tieres, und zwar querschnittsen, vorhanden; auch ist es entkalkt. Somit ist es mir unmöglich eine vollständige Beschreibung und Diagnose zu liefern, ebensowenig wie Angaben von Länge, Längenindex, Farbe und Spikula; auch der Fundort ist unbekannt. Das Tier war in toto in Karmalaun (DE GROOT) gefärbt worden. Die Konservierung ist ziemlich schlecht.

Diagnose: Wurmformig. Der Mundschild umgibt die Mundöffnung ganz. Nur bukkale Drüsen vorhanden; der Radulaapparat besteht aus Träger und Seitenstücken, neben denen noch ein Paar kutikularer sichelförmiger Stücke, ein längliches unpaares, chitinöses Stück, zwei gebogene chitinöse Zähne und einige chitinöse Fragmente (?) vorkommen. Vier Paare Präze-rebralganglien. Vier Längsmuskelfelder, von denen kranial zahlreiche kleine Muskelbündel abgehen; ein Paar dorsaler Retraktoren und zwei Paare lateraler Retraktoren; ventrale Retraktoren fehlen.

Weil das Fragment schon geschnitten war, ist von der äusseren Körperform fast nichts zu erwähnen und muss ebenfalls eine Abbildung des Tieres unterbleiben.

Das Vorderende des wurmförmigen Tieres wird von den lateralen und dorsalen Retraktoren coecumartig eingestülpt (Abb. 1, co.), sodass der normal terminal liegende Mundschild und die sich in diesem befindliche Mundöffnung jetzt im hinteren Teil des Coecums liegen und zwar an dessen dorsaler Wand.

Die einschichtige Epidermis (Abb. 1, ep.) enthält zahlreiche Riesenzellen, welche im kranialen Teil viel zahlreicher sind als

im mittleren Teil (vergl. Abb. 1, r.z. und Abb. 6, r.z.). Die Kutikula (Abb. 1, ku.), welche ungefähr doppelt so dick ist als die Epidermis, wird von einer Lage Schmutz bedeckt. Von den Spikula ist nichts mehr wahr zu nehmen, weil das Tier schon entkalkt worden war. Der Mundschild (Abb. 1, m.s.) umgibt die spaltförmige Mundöffnung ganz und stimmt hierin also mit *Ch. lovéni* NIERSTR. überein. Für *Ch. normani* beschreibt NIERSTRASZ den Mundschild nicht. Ich habe die Präparate dieser Form noch einmal durchgesehen und finde, dass der Mundschild die Mundöffnung bei diesem Tiere nur kaudal und lateral umgibt und halbmondförmig ist. Wie gewöhnlich ist

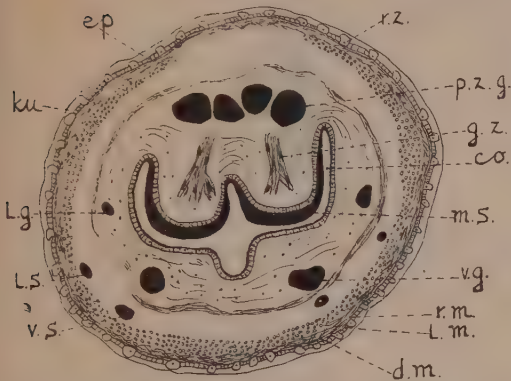


Abb. 1. Querschnitt durch das Vorderende (Mundschildgegend) des Tieres. Vergr. 50 \times .
Erklärung im Text.

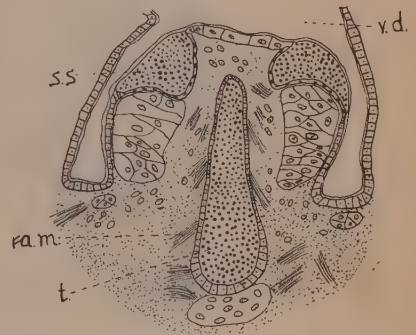


Abb. 2. Querschnitt durch das Radulaapparat. Vergr. 250 \times .
ra.m. = Radulamuskel. Weitere Erklärung im Text.

auch bei der neuen *Chaetoderma*-Art die Kutikula des Mundschildes dick; sein Epithel ist, der schlechten Konservierung wegen, nicht mehr zu beschreiben. Wohl aber sind zahlreiche dicke Nervenstränge, die von Anhäufungen von Ganglienzellen (Abb. 1, g.z.) abgehen und deren feinere Äste den Mundschild innervieren, zu beobachten. Zu den genannten Ganglienzellen treten Nerven von den präzerebralen Ganglien heran. Die von WIRÉN (1892, S. 42) bei *Ch. nitidulum* LOVÉN beschriebene Mundblase, welche m.A. dem Atrium der übrigen Solenogastren homolog ist, ist auch beim vorliegenden Tier vorhanden. Die schlechte Konservierung lässt aber keine eingehende Beschreibung dieser Mundblase und der Innervierungsverhältnisse zu.

Der Vorderdarm (Abb. 2, v.d.), dessen Lumen zuerst eng ist, erweitert sich in der Höhe des Radulaapparates beträchtlich. Im engeren Teil ist das Vorderdarmepithel ein hohes Zylinderepithel mit langen Flimmerhaaren; in der Höhe des Radulaapparates verwandelt sich dieses Zylinderepithel in ein kubisches Epithel. Kaudal vom Radulaapparat verjüngt sich der Vorderdarm wiederum und seine Zellen sind auch wieder zylinderförmig. Wie bei *Ch. normani* NIERSTR. sind nur bukkale Drüsen vorhanden, welche dorso-lateral in den Vorderdarm



Abb. 3. Querschnitt durch das Radulaapparat. Vergr. 332 \times . Erklärung im Text.

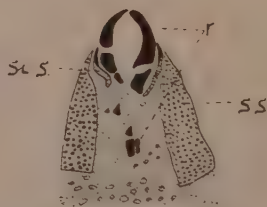


Abb. 4. Querschnitt durch das Radulaapparat. Vergr. 250 \times . Erklärung im Text.

ausmünden, wo dieser sich nach aussen öffnet. Dorsale und ventrale Vorderdarmdrüsen (Speicheldrüsen) fehlen. Bei *Ch. lovéni* NIERSTR. und *Ch. wiréni* NIERSTR. fehlen im Gegenteil die bukkalen Drüsen und sind dorsale sowie ventrale Vorderdarmdrüsen vorhanden. NIERSTRASZ hat die Radula des vorliegenden Tieres schon beschrieben (1902, S. 41) und er identifiziert sie mit der von *Ch. lovéni* NIERSTR. Vergleicht man meine Abb. 3 und 4 mit den von NIERSTRASZ auf seiner Tafel VI abgebildeten Abb. 215 und 214, so geht daraus hervor, dass unsere Beobachtungen fast völlig übereinstimmen. Ebenso wie NIERSTRASZ bin auch ich der Meinung, dass die Radula grosse Übereinstimmung mit der von *Ch. lovéni* NIERSTR. zeigt. Ausser den normalen Komponenten, wie das unpaare konische Medianstück (Abb. 2, t.) und die beiden Seitenstücken (Abb. 2, s.s.), sind hier die zwei sichelförmigen kutikularen Gebilde (Abb. 4, si.s.), wie sie auch bei *Ch. lovéni* NIERSTR. vorkommen, vorhanden, ebenso wie der längliche unpaare Zahn (Abb. 3), welcher hier gebrochen ist.

Die übrigen Zähne der Radula (Abb. 3 und 4, r.) sind aber alle dermassen verschoben und gebrochen, dass ihre ursprüngliche Lage und Form nicht mehr zu erkennen sind. So ist die Lage der grossen gebrochenen Zähne, in der Abb. 4 wiedergegeben, nicht mit Sicherheit zu bestimmen; möglicherweise sind sie mit den Zähnen von *Ch. lovéni* NIERSTR. (1902, Taf. VI, Abb. 192, e.) zu vergleichen. Noch schwieriger sind die unteren Radulafragmente der Abb. 4 zu deuten. Obgleich also, was den



Abb. 5. Querschnitt durch die Retraktorengegend.
Vergr. 50 \times . bl.k. = Blutkörperchen. Weitere
Erklärung im Text.

allgemeinen Bau betrifft, eine sehr enge Verwandtschaft mit der Radula von *Ch. lovéni* NIERSTR. anzunehmen ist, ist es m.A. noch nicht möglich beide Radula jetzt schon einander gleich zu setzen.

Ein dorsales Mitteldarmcoecum fehlt; ventral vom Vorderdarm ist der Mitteldarm aber einigermassen vorgestülpt. Der Mitteldarm (Abb. 5, m.d.) ist gerade und röhrenförmig mit hohen keulenförmigen Zellen im kranialen Teil. Diese Zellen enthalten ovale oder runde Kerne und einen körnigen Inhalt. Weiter kaudal werden die Mitteldarmzellen allmählich niedriger und oft kubisch (Abb. 6, m.d.). Im mittleren und kaudalen Mitteldarmteil sind die dorsalen Mitteldarmzellen, ventral vom Dorsalgefäss, von Wimperhaaren versehen. Ob diese auch den vorderen dorsalen Mitteldarmzellen zukommen, ist, der Konservierung wegen, nicht zu sagen. Zahlreiche der von NIERSTRASZ (1903, S. 370) bei *Ch. normani* NIERSTR. beobachteten einzelligen Parasiten sind auch beim vorliegenden Tiere in der Darmwand

vorhanden (Abb. 5 und 6, p.). Laterale Ausbuchtungen fehlen. Die Mitteldarmdrüse (Abb. 7, m.d.d.) mündet in den hinteren Teil des Mitteldarmes und ist von diesem abgetrennt. Die ventralen und lateralen Wände der Mitteldarmdrüse bestehen aus Keulenzellen (Abb. 7, ke.z.), während ihre dorsale Wand aus Körnerzellen (Abb. 7, k.z.) zusammengesetzt ist. Im Lumen der Drüse ragen kleine Septen (Abb. 7, s.) hervor, auf welchen entweder Körner- oder Keulenzellen angehäuft sind. Nirgends

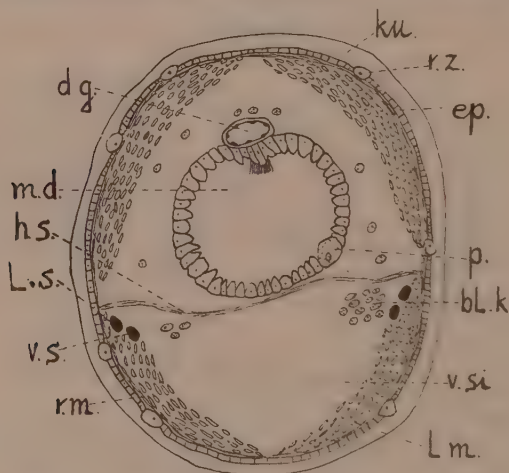


Abb. 6. Querschnitt durch die Gegend der 4 Muskelfelder. Vergr. 67 \times . Erklärung im Text.

ist das Epithel der Mitteldarmdrüse gemischt. – Der Enddarm (Abb. 7, e.d.) liegt, soweit er in den Präparaten vorhanden ist, an der linken dorso-lateralen Seite der Mitteldarmdrüse. Sein Epithel ist ein Wimperepithel, das von einer dünnen Kutikula bedeckt wird und aus zylindrischen Zellen mit runden ovalen Kernen zusammengesetzt ist. Wo grosse Exkrementklumpen das Enddarmmlumen an einigen Stellen stark erweitern, wird das Zylinderepithel in ein kubisches Epithel verwandelt und sind die Wimperhaare nicht mehr zu beobachten.

Das Zerebralganglion ist ventral durch eine Längsfurche eingeschnürt (Paarigkeit). Kranial, lateral und kaudo-lateral vom Zerebralganglion liegen 4 Paare von Präzerebralganglien, d.h. zwei Paare kranial (Abb. 1, p.z.g.), ein Paar lateral und ein Paar kaudo-lateral. Bei *Ch. lovénii* NIERSTR., *Ch. wirénii* NIERSTR. und *Ch. normani* NIERSTR. sind nur 3 Paare von Präzerebralgang-

lien vorhanden. Die Zerebro-lateral-, Zerebro-ventral- und Zerebro-bukkalkonnektive haben eine gemeinsame Wurzel. Die beiden erstgenannten Paare ziehen kranial; das erste Paar tritt in die kleinen Lateralganglien (Abb. 1, l.g.), das zweite in die grösseren Ventralganglien ein (Abb. 1, v.g.). Die Bukkalkonnektive treten in die Bukkalganglien ein, welche lateral vom Radulaapparat liegen und von einer Kommissur, ventral von diesem Apparat, vereinigt sind. Von den Lateral- und Ventralganglien

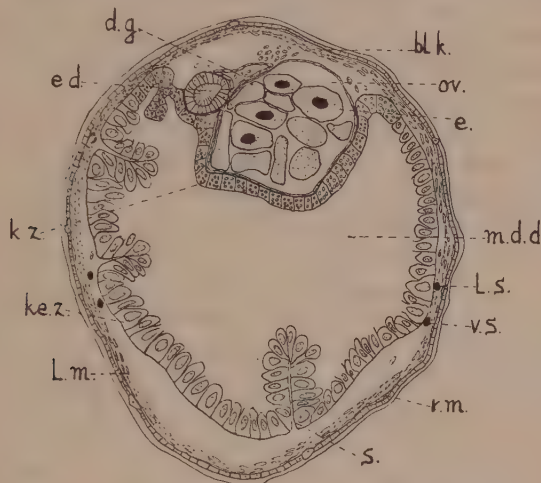


Abb. 7. Querschnitt durch die Gegend der Mitteldarmdrüse. Vergr. 50 \times . Erklärung im Text.

gehen die Lateral- (Abb. 5, l.s.) und Ventralstränge (Abb. 5, v.s.) ab, welche kaudal ziehen.

Der Hautmuskelschlauch besteht in der Höhe des vorderen Teiles der Mitteldarmdrüse aus einer sehr dünnen Ringfaser- (Abb. 7, r.m.) und einer etwas dickeren Längsfaserschicht (Abb. 7, l.m.). Dem Mitteldarm entlang nimmt die Längsfaserschicht allmählich an Stärke zu und bildet alsbald vier Muskelfelder (Abb. 6, l.m.), wie diese auch bei *Ch. normani* NIERSTR. vorkommen, wo sie aber kräftiger ausgebildet sind, während die Felder bei *Ch. lovéni* NIERSTR. und *Ch. wiréni* NIERSTR., wenigstens im kranialen und mittleren Teil der Tiere, fehlen. Noch etwas mehr kranial lösen sich die zwei dorsalen und ventralen Felder in zahlreiche kleine Muskelbündel (Abb. 5, l.m.) auf, wie das auch bei *Ch. normani* NIERSTR. und, was die einheitlichen Längs-

muskeln betrifft, bei *Ch. lovéni* NIERSTR. und *Ch. wiréni* NIERSTR. der Fall ist. In dieser Höhe ist auch die Ringfaserschicht etwas dicker (Abb. 5, r.m.) und fangen die Diagonalmuskeln (Abb. 1, d.m.) an auf zu treten.

Es sind zwei Paare von lateralen Retraktoren (Abb. 5, l.r.) vorhanden, welche mit einigen Fasern an der lateralen und ventro-lateralen Körperwand entspringen. Sie verlaufen ventro-lateral vom Mitteldarm kranial und inserieren am eingestülpten Coecum. Ein Paar von dorsalen Retraktoren (Abb. 5, d.r.) entspringt mit einigen Fasern an der dorsalen Körperwand und verläuft an den dorso-lateralen Seiten des Mitteldarmes kranial; auch sie inserieren am eingestülpten Coecum. Ventrale Retraktoren fehlen, wie das auch bei *Ch. normani* NIERSTR. der Fall ist.

Das vorliegende Tier gehört zum weiblichen Geschlecht. Das unpaare Ovarium (Abb. 7, ov.) fängt gleich kaudal vom Mitteldarm an und liegt dorsal von der Mitteldarmdrüse. Es wird ganz von grossen Eiern ausgefüllt (Abb. 7, e.). Das Rückengefäss, das mit einem Endothel versehen ist, liegt der dorsalen Seite der Gonade (Abb. 7, d.g.) und des Mittel- und Vorderdarmes auf (Abb. 5, d.g.). An der ventralen Seite des Tieres befindet sich der Ventralsinus (Abb. 5, v.si.), dessen dorsale Grenze vom horizontalen „Septum“ gebildet wird (Abb. 5, h.s.).

Wie aus dem Bau des Radulaapparates und des Muskelsystems hervorgeht, ist diese neue Form eng verwandt mit Arten wie *Ch. lovéni* NIERSTR., *Ch. wiréni* NIERSTR. und *Ch. normani* NIERSTR. Mit *Ch. lovéni* NIERSTR. zeigt sie grosse Übereinstimmung was die Form des Mundschildes und besonders den Bau des Radulaapparates betrifft. Mit *Ch. normani* NIERSTR. hat sie den Besitz von nur bukkalen Drüsen und von den vier Längsmuskelfeldern, sowie das Fehlen von dorsalen und ventralen Vorderdarmdrüsen und von ventralen Retraktoren gemeinsam. Kennzeichnend für die neue Art ist das Vorhandensein von zwei Paaren von lateralen Retraktoren und von vier Paaren von Präzerebralganglien.

LITERATURVERZEICHNIS.

- NIERSTRASZ, H. F. (1902): The Solenogastres of the Siboga-Expedition. Siboga-Exp., **47**, 1-46.
 ——— (1903): Neue Solenogastren. Zool. Jahrb. Anat., **18**, 359-386.
 WIRÉN, A. (1892): Studien über die Solenogastres. I. Monographie des *Chaetoderma nitidulum* Lovén. Kongl. Svenska Vet. Akad. Handl., **24**, no. 12, 3-66.

ON THE SENSITIVITY OF BARNACLES, IN DIFFERENT STAGES OF DEVELOPMENT, TOWARDS SOME POISONS

BY

F. M. MULLER.

ZOOLOGICAL STATION, DEN HELDER, LABORATORY OF N.V. DE BATAAFSCHE
PETROLEUM MAATSCHAPPIJ, AMSTERDAM.

	Page
I. Introduction	113
II. Material and methods employed	114
a. Poisons	114
b. Animals	114
c. Methods	115
1. Larvae	115
2. Adults	116
III. Results	117
a. Experiments with larvae	117
1. Experiments in glass tanks with aeration	117
2. Experiments in glass dishes without aeration	119
b. Experiments with adult barnacles	120
IV. Discussion	121
V. Summary	125
Tables I, II, III, IV.	127

I. INTRODUCTION.

Factories situated near the coast in places where fresh water is not available in large quantities, usually employ sea water for cooling purposes.

In such a case barnacles may develop in the interior of the pipe line which carries the sea water into the factory. In the course of time such a development will noticeably increase the flow resistance in the pipe line, the more so as other animals such as mussels may attach themselves to the barnacles, and consequently the capacity of the pipe line will decrease.

The present investigation was carried out in order to find a means of preventing the development of barnacles in confined spaces filled with sea water, e.g. pipe lines.

II. MATERIAL AND METHODS EMPLOYED.

a. Poisons.

The requirements for the poisons to be used in this instance are the following:

1. They shall be active in very small concentrations and within a few hours.
2. They shall not attack the installations that come into contact with the poisoned water.
3. They shall be inexpensive.

Bearing in mind these requirements, formaldehyde and chlorine were chosen in the first place. Both substances are cheap and widely used disinfectants; chlorine strongly attacks metals, it is true, but the concentrations in which it is employed for, e.g., disinfection of drinking water, are so small (0.5 – 2 mg/l) that in practice no attack will occur. Chlorine was applied in the form of hypochlorite, which is more convenient to handle than elementary chlorine.

On the advice of Dr. VERWEY, director of the Zoological Station, copper (in the form of copper sulphate) was also tried, this metal being highly toxic to a great many species of marine animals. Copper in solution may also give rise to serious attack of metals which are above it in the electromotive series: some metallic copper may be precipitated on some spot of such a metal and act as the cathode of a corrosion element, causing perforation of the metal surrounding this spot. It stands to reason, however, that when the toxic concentration is very low the danger of corrosion may be negligible. As far as the price is concerned copper sulphate is about on par with formaldehyde (for further data on prices see under IV. Discussion).

Stock solutions containing about 100 g/l of CuSO_4 , resp. formaldehyde and 13 g/l of active chlorine were prepared in Amsterdam (the latter by saturating a NaOH solution with gaseous chlorine) and taken to Den Helder.

b. Animals.

During my stay at den Helder (From June 7th–22nd) the plankton chiefly consisted of Gastropod larvae (probably of

Littorina, which is quite common on the stone dams in the harbour), together with larvae of Annelids and various small Crustaceans, among which Nauplii and Cyprids of *Balanus*. The number of these changed from day to day, but usually the plankton contained a sufficient amount of these animals for my experiments.

The adult barnacles are abundant on all stone and wood-work in the harbour, both in the intertidal zone (*Balanus balanoides*) and below low tide level (*B. crenatus*). Stones from the dams covered with either species could easily be brought into the station for the experiments.

In order to obtain very young stages of the adult barnacles, unglazed red roofing tiles were laid on one of the harbour dams in 4 different levels (2 sets of 6 each between low and high tide, and 2 below low tide).

After thirteen days the two latter sets carried a large number of small *B. crenatus* (from ϕ $1\frac{1}{2}$ mm down to ϕ $\frac{1}{2}$ mm). The former sets hardly carried any barnacles. Presumably the spawning season for *B. balanoides* (the intertidal species) was already over, consequently the barnacle larvae in the plankton also presumably all belonged to *B. crenatus*¹⁾.

The tiles were also taken into the Station and broken into pieces of a convenient size for the experiments.

c. Methods.

1. Larvae.

The concentrated suspension of plankton organisms as obtained from the net was poured into rectangular glass tanks of about 20 × 30 cm with a capacity of about 12 litres and diluted, if necessary, with fresh sea water. The tanks were placed near the window and surrounded with dark paper with the exception of a slit in the corner nearest to the window. At the opposite corner of the tank a Jena glass air distributor was introduced, from which a slow stream of air bubbles was passed through the water. The Nauplius and Cypris larvae, together with other small Crustaceans (e.g. Copepods) and Annelid larvae tend to accumulate at the light slit and can be siphoned off. Usually two or three 3–4 litre-batches of plankton yielded sufficient

¹⁾ Distinction between the *Balanus* species in the larval stages is very difficult.

barnacle larvae for the experiments in 2 or 3 hours. If this was not the case either the plankton as such or the sediment in the tanks (which then contained a fair number of Nauplii) was used.

The poisoning experiments with larvae were made either in the above-mentioned glass tanks containing 2 litres of sea water and aerated or in round glass dishes with an internal diameter of $9\frac{1}{2}$ cm containing 100 ccm of sea water. As the thickness of the water layer in these dishes was only about 18 mm, aeration was not necessary in this case.

The poison solutions were added slowly, in the case of the experiments in tanks in the corner where the air distributor was placed so that the poison was immediately distributed throughout the tank by the rising current of water caused by the air bubbling through; the glass dishes were shaken gently during the addition of the poison solutions. As the quantities of the stock solutions necessary for the experiments in dishes were very small, the stock solutions were diluted 1 : 20 before being added to the dishes.

At regular intervals during and at the end of the exposure to the poisons the tanks and dishes were scrutinized with a pocket lens for the presence of motile animals. The time of exposure was usually 2 hours.

In most of the experiments in dishes the revival of the larvae and accompanying plankton animals after removal of the poison was studied in the following way: when the time of exposure was over, the dish was emptied into a cylinder, the organisms left to settle for 5 – 10 min. and at least 9/10 of the supernatant poisoned sea water siphoned off. The dish was then rinsed with fresh sea water which was subsequently poured into the cylinder after which it was shaken to redisperse the sediment, which was left to settle again. In this way the dishes and the organisms were washed twice with fresh sea water and finally the organisms were suspended in 100 ccm sea water and poured back into the dish. By this procedure the poison concentration was brought down to less than 1/1000 of the original one, whereas only an insignificant fraction of the animals originally present was lost.

2. *Adults.*

The stones or pieces of roofing tile carrying the organisms were placed against the walls of the above-mentioned glass tanks containing 10 litres of aerated sea water so that the cirral

movements, especially of the small individuals, could be observed through the glass with a pocket lens. Each stone or piece of tile carried about a few hundred barnacles. The poison was added in the same way as described under 1.

After two hours of exposure to the poisons the stones, or tiles, were rinsed with fresh sea water and put into other glass tanks containing fresh sea water and kept there till the following morning under continuous aeration for the revival of the animals to be observed.

Throughout the investigation the same tanks, or dishes, were used for each concentration of every poison, so as to avoid any chance of contamination of one poison with another.

In all experiments one tank, or dish, without poison served as a blank. The temperature during the experiments varied between 15 and 20° C on different days.

III. RESULTS.

a. Experiments with larvae.

1. *Experiments in glass tanks with aeration.*

Three experiments with two hours' exposure to the poisons were made. The first experiment was of a tentative nature; as only a few animals accumulated behind the light slit in the cover of the plankton tanks, the plankton was used as such. The poisons were applied in the following concentrations: Cu 250, 50 and 10 mg/l ¹⁾; Fo ²⁾ 250, 50 and 10 mg/l; Cl 25, 5 and 1 mg/l. In the tanks with 250 and 50 mg/l of Cu a rather heavy, light blue precipitate (probably basic Cu-carbonate) was formed.

In the second experiment different poison concentrations were used, viz., Cu 50, 30 and 10 mg/l; Fo 100, 50 and 30 mg/l and Cl 50, 25 and 10 mg/l. The material consisted of the light slit concentrate from three batches of plankton together with the sediment from the first batch.

The third experiment was a replica of the second, except that the Cl-concentrations were 100, 50 and 25 mg/l and that the material consisted of the sediment from three plankton batches.

¹⁾ This is the concentration of Cu-ions.

²⁾ „Fo”, here and further on in this section, stands for formaldehyde.

In all cases the plankton animals in the tanks with poison soon sank to the bottom of the tank, only in the lowest Cl-concentrations employed (1 and 5 mg/l) some Gastropod larvae remained motile in the water all the time. In this connection it should be mentioned that the reaction for Cl with a KJ-starch solution after two hours was negative in the tanks containing 1 and 5 mg/l respectively, weakly positive in the tank with 10 mg/l and strongly positive in the tank with 25 mg/l.

In the second and third experiments the sediment in the tanks was controlled during and at the end of the exposure by taking samples of a few drops from three spots on the bottom of the tank and examining these with a pocket lens (magnification 8x). Moreover at the end of the exposure, the sediment from the tanks was collected in glass dishes and examined closely for motile animals.

The results of these three experiments may be summarized as follows:

At the end of the exposure no motile animals were observed in Cu 50 and 30, Fo 100 and 50 and in Cl 100 and 50 mg/l. The examination of the sediment $3\frac{1}{2}$ hours after addition of the poisons confirmed these observations as far as barnacle larvae are concerned, except for Cl 50 mg/l, where a few motile Nauplii were observed.

These experiments indicate that the smaller plankton organisms, including the barnacle larvae, are quite sensitive to copper, rather sensitive to formaldehyde, but not very sensitive to chlorine.

However, the experiments in the glass tanks with 2 litres of sea water have the drawback that a close examination (i.e. with a pocket lens) of the entire material during and right after the exposure is not possible. This holds especially for the Cyprids which were only occasionally seen in these experiments. As these organisms are not moving constantly like the Nauplii (as might be expected from an animal which is about to „settle down”) it is essential that a fair number of them can be observed at a time.

Moreover, the Cyprids have a certain tendency to accumulate at the surface of the water ¹⁾. It can be seen that the chitinous shield is not wetted by water so that by the play of the inter-

¹⁾ This phenomenon was also observed by VISSCHER and LUCE (11).

facial tensions the animals are „trapped” in the surface once they have got there.

For these reasons further experiments with barnacle larvae were carried out in 100 ccm of non-aerated sea water in glass dishes which technique proved to be quite successful.

2. *Experiments in glass dishes without aeration.*

In the first two experiments the revival of the organisms was not investigated. The same poison concentrations were employed as in the third experiment in tanks; the exposure lasted two hours. As soon as half an hour after the addition of the poison the majority of the organisms in the higher concentrations were lying still on the bottom of the dishes. The plankton used for these experiments was rather rich in Nauplii, but did not contain many Cyprids.

Conditions after two hours of exposure in these two experiments are given in table I. The results of these two experiments tally well with each other and also with those of the preceding experiments: no motile barnacle larvae in Cu 50 and 30, Fo 100 and 50 and Cl 100 mg/l and some motile Nauplii in the other dishes. There seems to be a difference in sensitivity between *Balanus* Nauplii and Copepods, the former being more sensitive than the latter to Fo, whereas the reverse holds for Cl.

In the 3rd, 4th and 5th experiments the revival was observed after 2 hours' exposure. As it had appeared from the preceding experiments (and also from those with adult barnacles, see below under *b*) that relatively large amounts of Cl (which cannot be considered harmless from the corrosion point of view) were necessary to get all organisms still within 2 hours, Cl was omitted in these and the following experiments.

In the 3rd experiment only 30 mg/l Cu and 50 mg/l Fo were employed as the plankton supply on that day was very limited. In the 4th and 5th experiments the concentrations employed were Cu 50 and 30 and Fo 100 and 50 mg/l; Cu 10 and Fo 30 mg/l were omitted as the previous experiments had already shown these concentrations to be too low to immobilize all the Nauplii within 2 hours.

Conditions after 2 hours' exposure to the poisons and after some hours of recovery are shown in table II. It appears that, though 50 mg/l of Cu and 100 mg/l of Fo suffice to immobilize all Nauplii and Cyprids within 2 hours, especially the Cyprids

revive when brought from the poisoned into fresh sea water.

Furthermore, it is remarkable that such a large number of Gastropod larvae revive after poisoning with Fo; especially the 5th experiment shows these delicate animals to be much more resistant to this poison than the so much sturdier Nauplii.

It was tried, therefore, whether a longer exposure would prevent this revival. As the limited time available for my work in Den Helder did not allow for the collection of large amounts of larvae for these experiments, Cu was the only poison applied which had, moreover, meanwhile appeared to be the most active poison, also for the adult barnacles (see below under *b*).

In 2 further experiments (i.e. experiments 6 and 7) 50 and 30 mg/l of Cu were both applied during 2 and 3 hours; the result of these experiments are shown in table III.

In the 6th experiment no motile Cyprids or Nauplii were found after a recovery of 15 and 14 hours respectively; however, in 3 of the 4 dishes with poisoned animals motile Cyprids were observed shortly after removal of the poison.

In the 7th experiment, however, where larger numbers of Cyprids were used, a few motile Cyprids were observed after recovery in all the dishes; motile Cyprids could be seen at the surface of the water shortly after the poison had been washed away ¹). It is by no means certain that the Cyprids which were seen to be still, were really dead; also the blanks contained a number of still Cyprids as these larvae are not moving perpetually like the Nauplii do. In no case were motile Nauplii observed in the washed material.

These experiments show that it is impossible to kill the Cyprids with any of the poisons employed in a reasonably low concentration and within a reasonable time. The cause of this remarkable resistance must probably be sought in the comparatively thick chitinous shield which surrounds by far the greater part of the body of these animals and which, owing to its water-repellent surface (see above), will prevent the absorption of the Cu-ions from the sea water to a large extent.

b. Experiments with adult barnacles.

With this material three experiments were made, the first two with stones from one of the harbour dams, the third with

¹) The sea water used for washing did not contain any Cyprids.

pieces of roofing tiles. The stones from the intertidal zone carried *B. balanoides* of mostly 3–5 mm diameter, the stones (or mussel shells) from below the low tide level mostly small *B. crenatus*, (1 mm and less) together with a few large individuals of this species (about 5 mm). In each glass tank one stone with *B. balanoides* and one with *B. crenatus* were placed. The roofing tiles carried only *B. crenatus* of $\frac{1}{2}$ – $1\frac{1}{2}$ mm diameter, which were at most 13 days old (i.e. calculated from the date of attachment of the Cyprids). The poison concentrations in these 3 experiments were Cu 50, 30 and 10 mg/l, Fo 100, 50 and 30 mg/l and Cl 100, 50 and 25 mg/l.

The results of these experiments are collected in table IV. In the tanks with 50 mg/l of Cu many flocks of the light blue precipitate mentioned above adhered to the cirri of the barnacles so that observation of their motility at the end of the exposure was practically impossible in the case of the small *B. crenatus*. There is little doubt, however, that by that time all the individuals had become still in this Cu-concentration.

The results of these 3 experiments tally well with each other. It appears that as little as 10 mg/l of Cu is highly toxic to the adult barnacles, especially to the small *B. crenatus* whereas even 100 mg/l of either Fo or Cl allow a large number of animals to survive after an exposure of 2 hours. A significant fact in this connection is that, whereas in the Cu-containing sea water the greater majority of the animals remained open and therefore fully accessible to the poison, in the Fo- or Cl-containing water the animals, especially *B. balanoides*, showed a tendency to close their shells in the course of the exposure which did of course protect them from the action of the poison to a large extent. In no case did the animals close their shells immediately after the addition of the poison, though the appearance of the precipitate throughout the tank in the higher Cu-concentrations shows that the poison immediately spread through the whole mass of sea water.

IV. DISCUSSION.

Summing up the results obtained in this investigation we may say that:

1. the Nauplii are rather sensitive to copper and only moderately sensitive to formaldehyde and chlorine;

2. the Cyprids are quite resistant, even to copper;
3. the adult barnacles are quite sensitive to copper and quite resistant to formaldehyde and chlorine, 10 mg/l of copper in the form of copper sulphate during 2 hours already killing nearly all the animals, whereas exposure to even 100 mg/l of either formaldehyde or chlorine during 2 hours allows a great number of them to survive.

We shall now consider what conclusions can be drawn from these results with regard to killing these animals in pipe lines or other confined spaces containing sea water.

A killing of the Nauplii will be of little importance, especially in cases where there is a comparatively large constant flow of water through the pipe lines.

Killing the Cyprids by application of poison during a short time will be very difficult, if not impossible, as the highest concentration employed in my experiments allowed quite a number of these larvae to survive and addition of more copper will only give more precipitate and no more Cu-ions in solution.

However, this is not a serious drawback as the animals will become quite sensitive to copper as soon as they have attached themselves and thrown off their chitinous shields ¹⁾. It is true that in the present investigation only two *Balanus* species have been studied. As the sensitivity to copper of these species did not differ very much we may expect, however, that also the adults of the other species (including the large *B. tintinnabulum* and *B. psittacus* which occur in tropical waters) will be about equally sensitive to copper, especially as long as they are very young (diameter about 1 mm).

It is therefore my opinion that growth of barnacles in sea water pipe lines can be effectively prevented by poisoning the water flowing through with 10 mg/l of copper (in the form of CuSO_4 5aq.) during 2 hours every week, even under tropical conditions. In a week's time the animals can hardly have grown to a diameter of $1\frac{1}{2}$ –2 mm and in case a few individuals survive

¹⁾ According to RUNNSTROM (8) the shield remains on the animal for some time after the attachment of the Cypris in the case of *B. balanoides*. VISSCHER (10) observed the contrary with *B. improvisus*, *B. amphitrite* and *Chthamalus fragilis* and HERZ (3) with *B. crenatus*. However, even if the shield is not cast off immediately after attachment, it will certainly not fit as tightly around the animal as before attachment of the Cypris.

one treatment with copper, we may safely assume that they will be killed by the next one.

On the basis of the pre-war price of copper sulphate in the Netherlands (Dutch Fls. 155.— per kg-ton) the yearly cost of the abovementioned treatment will be about Dutch Fls. 650.— for a pipe line with a capacity of 1000 cu. m per hour (excluding freight and cost of application), this on the assumption that the weekly treatment is carried out the whole year round. This, however, will certainly not be necessary in a temperate climate, where the spawning season of barnacles lasts from about April to October. Also in tropical climates barnacles will probably have a distinct spawning season, so that the amount mentioned above should be considered as a maximum.

Moreover, it is possible that the cost of this treatment can be decreased by shortening the time of exposure to the poison or by applying the treatment every fortnight instead of every week. Decreasing the concentration beyond 10 mg/l of copper does not seem advisable as the results of the experiments with adult barnacles indicate that with 10 mg/l already a few animals may survive.

In order to get an idea of the danger of corrosion from copper-ions in a concentration like that recommended for the anti-barnacle treatment of sea water the following experiment was made.

A piece of brass condensor tubing (\varnothing 13 mm, length 20 cm) was immersed during three consecutive nights in 5 litres of aerated fresh sea water containing 50 mg/l of copper. At the end of the third night the tubing only showed a slight green haze and not a trace of precipitation of red copper. The experiment was repeated with the same result.

These experiments show that an attack of the metal parts of the installations by sea water containing 10 mg/l of copper is not likely to occur.

Finally some remarks may be made on the theoretical side of the problem of the sensitivity of barnacles towards poisons, in comparison with the results of other investigators.

It is a well-known fact that the majority of marine (and probably also of fresh water) animals are very sensitive to copper; contact of the water in aquaria with metallic copper is generally deleterious to the animals kept therein.

POWERS (7) and CARPENTER (1 and 2) showed that certain

species of fresh water fish die in concentrations of copper and other heavy metals as low as 10^{-6} molar, provided the volume of water in which the animals are exposed to the poison is large enough. Still lower figures (10^{-7} to 10^{-9} molar, depending on conditions) were found by LUDWIG (4) for *Paramaecium*.

The sensitivity of barnacle Nauplii to heavy metals and other poisons was investigated by BRAY (quoted from VISSCHER (9)) who found that in a 0.001 % solution of cupric chloride (equivalent to 4.7 mg/l of Cu) the animals ceased to move after $2\frac{1}{2}$ hours.

In my own investigations I found that 10 mg/l of Cu was not sufficient to immobilize all Nauplii present within 2 hours (see table II). When it is borne in mind that BRAY worked with newly hatched and therefore small Nauplii, whereas I used Nauplii of different sizes, these figures tally rather well (for relation between size and sensitivity to poisons see considerations at the end of this section).

As far as I know the sensitivity of adult barnacles to heavy metals (and other poisons) in solution has not been determined before, but experiments on the development of barnacles on metallic copper (PARKER (6)) and copper-containing anti-fouling paints (ORTON (5), VISSCHER (9)) immersed in sea water have shown that also these animals must be highly sensitive to copper.

The limited time available for my experiments did not permit the determination of the survival time-concentration relationship for barnacles exposed to copper. The lowest concentration employed, viz. 10 mg/l is equivalent to about 10^{-4} molar. As in this concentration the cirral movements of a great majority of the animals stopped already after $\frac{1}{2}$ –1 hour, it is quite possible that exposure to a concentration of 10^{-5} to 10^{-6} molar will prove to be lethal in an exposure of, say 24 hours.

My experiments do not give any indication as to the cause of death of barnacles when poisoned with copper. It is quite feasible, however, that the animals die of suffocation caused by the formation of a copper-protein compound on the gills as observed by CARPENTER (1 and 2) in the case of fish poisoned by heavy metals. Death as a result of the formation of such a compound in invertebrates has already been made probable by ALLEE and SCHNETT (vide CARPENTER (2)).

With regard to the resistance of adult barnacles to for-

maldehyde and chlorine I should like to point out that a fundamental difference exists between these two poisons and heavy metals, because they can be easily transformed into relatively harmless compounds. Formaldehyde can act either as a hydrogen acceptor, thereby changing into methyl alcohol, or as a hydrogen donator, thereby changing into formic acid. Chlorine is a strong hydrogen acceptor which, by acting as such, changes into hydrochloric acid. All these substances can be considered as harmless in the concentrations concerned. Since hydrogenation and dehydrogenation are proceeding continuously in all living organisms, poisons like formaldehyde and chlorine when entering the body may be destroyed before they have reached any vital parts of the organism.

Heavy metals can only be „detoxicated” by being bound to certain cell constituents (e.g. proteins) which by this process are usually changed to such an extent that they can no longer perform their natural functions.

The high toxicity of formaldehyde and chlorine in the case of bacteria is easily accounted for by the fact that in these small micro-organisms the way from the surface to any vital spots inside the organism is much shorter than in a multi-cellular organism like a barnacle. The greater sensitivity of the Nauplii to formaldehyde (see 5th experiment, table II) in comparison with that of the adults, can be explained in the same way. That size, however, is not the only factor governing the sensitivity of plankton organisms to formaldehyde and chlorine, is shown by the difference in sensitivity towards the former between *Balanus* Nauplii and Gastropod larvae and by the difference in sensitivity towards both poisons between Nauplii and Copepods (vide pages 119 and 120).

I am greatly indebted to Dr. J. VERWEY, director of the Zoological Station at den Helder and his staff for their valuable advice given during my stay at den Helder and during the preparation of my manuscript.

V. SUMMARY.

1. The sensitivity of the three development stages, viz. Nauplius larvae, Cypris larvae and adults of barnacles occurring at the Netherlands' sea shore to copper, formaldehyde and chlorine has been investigated.

2. The Nauplii are practically completely killed by 30 mg/l of copper, 50 mg/l of formaldehyde and 100 mg/l of chlorine applied during 2 hours.

3. The Cyprids cannot be completely killed by a 2 hours' exposure to the highest concentrations employed, viz. 50 mg/l of copper and 100 mg/l of formaldehyde; not even by an exposure to copper for 3 hours.

4. The adults, at least the small individuals of *Balanus crenatus*, are practically completely killed by exposure to 10 mg/l of copper during 2 hours, but they survive to a large extent the same exposure to 100 mg/l of either formaldehyde or chlorine.

5. On the base of these results it is expected that a two hours' treatment of the sea water flowing through a pipe line with 10 mg/l of copper (in form of copper sulphate) every week will prevent the growth of barnacles inside the pipes.

6. Corrosion of the metal parts of the refinery equipment coming into contact with the copper-containing sea water is not likely to occur.

7. Some theoretical remarks are made about the action of these poisons on lower animals.

LITERATURE CITED.

- (1) CARPENTER, K. E., Brit. J. exp. Biol. **4**, 378, 1927.
- (2) ———, J. exp. Zool. **56**, 407, 1930.
- (3) HERZ, L. E., Biol. Bull. **64**, 432, 1933.
- (4) LUDWIG, W., Z. vergl. Physiol. **6**, 623, 1927.
- (5) ORTON, J. H., J. mar. biol. Ass. **16**, 373, 1929-30.
- (6) PARKER, G. H., Biol. Bull. **47**, 127, 1924.
- (7) POWERS, E. B., Illinois biol. Mon. **4**, 3, 1917.
- (8) RUNNSTROM, S., Bergens Museums Aarbok 1924-25, Naturvidensk. raekke Nr. 5.
- (9) VISSCHER, J. P., Bull. Bur. Fisheries **43**, II, 193, 1927.
- (10) ———, Biol. Bull. **54**, 327, 1928.
- (11) VISSCHER, J. P. and LUCE, R. H., Biol. Bull. **54**, 336, 1928.

TABLE I.

Exposure of barnacle larvae for 2 hours to Cu, Fo and Cl in 100 ccm of sea water in glass dishes.

A = Annelid larva

N = Nauplius larva of barnacle

Co = Copepod

Sh = young shrimp

Cy = Cypris larva of barnacle

Z = Zoea larva of crab

G = Gastropod larva

Conditions at end of exposure.

poison	1st experiment		2nd experiment	
	Animals observed:		Animals observed:	
	still.	motile.	still.	motile.
Cu 50 mg/l	13 N, 1 Co	none	many N, 4 Cy	none
„ 30 „	11 N, 5 Co	1 Co, 1 Sh	„ N, 4 Cy	1 Co
„ 10 „	7 N	3 N, 1 Z, 2 Co 1 A.	„ N	2 N, quite a number of Co
Fo 100 „	12 N, 2 Cy 2 Co, 1 Z	none	all	none
„ 50 „	12 N	2 Co	many animals	2 Co
„ 30 „	10 N	7 N, \pm 5 Co 1 Sh	„ „	4 N, many Co 1 A
Cl 100 „	6 N, 2 Cy, 1 Co, 2 Z	none	all	none
„ 50 „	1 N, 2 Co	7 N, 2 Z, 1 larger crust.	many animals	3 N, 2 Z
„ 25 „	1 N, 2 Co	7 N	many animals	4 N, 3 G
blank	many motile animals		—	many N. 1 Co, 1 Cy, 1 A, many G.

TABLE II.
Revival of barnacle larvae after exposure to Cu and Fo for 2 hours.
Conditions at end of exposure.

poison in mg/L	3rd experiment		4th experiment		5th experiment	
	still	motile	still	animals observed	still	animals observed
Cu 50	-	-	2 N	1 small Co	all	motile
Cu 30	many animals	2 Co	1 N, 1 Cy	none	many animals	2 Cy, 1 Co weakly
Fo 100	-	-	2 N	none	all	none
Fo 50	many animals	2 Cy, some Co	5 N	1 Cy, 1 Co, 1 Sh	many animals	2 N, 1 Cy, 1 Co
Blank	many motile animals washed 2-2½ hours after beginning of exposure		many motile animals washed 2½-3 hours after beginning of exposure		many motile animals washed abt. 2 hours after beginning of exposure	
	revival after 11 hours		revival after 5-6 hours		revival after 16 hours	
Cu 50	-	-	3 N, 2 Co	4 Cy, 1 Z	many N, Cy & Co	2 Cy
Cu 30	21 Cy, 1 Z	none	9 N	1 N, 3 Cy	many N, Cy & Co	6 Cy
Fo 100	-	-	1 N	1 N, abt. 10 Cy, 3 Z, many G	many N & Co, some Cy	fair number Cy, some Co, many G
Fo 50	-	many G, fair number Cy, Z, A	-	5 N, abt. 4 Cy 3 A, fair number Co, many G	many N	fair number Cy & A, some Co, many G
Blank	many motile animals		-	many N & G, some Cy	-	many N, Co & G, fair number Cy
			In all dishes revival already distinct after 1 hour		In all dishes revival of Cyprids already distinct after	

TABLE III.

Revival of barnacle larvae after exposure to Cu for 2 and 3 hours.

Conc. of Cu in mg/l and time of exposure	6th experiment		7th experiment	
	Animals observed		Animals observed	
	still.	motile.	still.	motile.
	conditions 2 hours after beginning of exposure			
50, 2 hours	5 Cy	none	17 Cy	none
50, 3 "	7 Cy	1 Co	11 Cy	1 small Co
30, 2 "	9 Cy	2 larger crust.	19 Cy	2 small Co
30, 3 "	13 Cy	1 Co	20 Cy	1 small Co
blank	18 Cy, partially motile. many other motile animals.		10 Cy	32 Cy, many other animals
	Cu 50 and 30, 2 hours and blank washed. conditions 3 hours after beginning of exposure			
50, 2 hours	1 Cy	2 Cy	already motile Cy observed	
50, 3 "	5 Cy	1 Co	14 Cy	none
30, 2 "	6 Cy	2 Cy	already motile Cy observed	
30, 3 "	11 Cy	none	22 Cy	none
blank	5 Cy	7 Cy, many other animals	already motile Cy observed	
	Cu 50 and 30, 3 hours washed			
	Revival after 1 and 2 hours resp.		Revival after 3 and 2 hours resp.	
50, 2 hours	4 Cy	none	29 Cy	none
50, 3 "	5 Cy	1 Cy	25 Cy	6 Cy
30, 2 "	10 Cy	none	17 Cy	10 Cy
30, 3 "	10 Cy	none	27 Cy	6 Cy
blank	7 Cy	4 Cy	6 Cy	7 Cy
	Revival after 15 and 14 hours resp.		Revival after 16 and 15 hours resp.	
50, 2 hours	7 Cy	none	29 Cy	4 Cy, no motile N
50, 3 hours	5 Cy	none	13 Cy	3 Cy, no motile N
30, 2 "	6 Cy	none	22 Cy	7 Cy, no motile N
30, 3 "	12 Cy	none	22 Cy	5 Cy, no motile N
blank	7 Cy	8 Cy	9 Cy	5 Cy

TABLE IV.

Exposure during 2 hours to Cu, Fo and Cl and revival of adult barnacles.

1st Experiment.

Stones with large *Balanus balanoides* and small *B. crenatus*.

Conditions at end of exposure:

	<i>Balanus balanoides</i>	<i>Balanus crenatus</i>
Cu 50 mg/l	all still and open	not observable
" 30 "	" " " "	all still
" 10 "	a few weakly motile, all \pm open	" "
Fo 100 "	all still, closed	" " , partially open
" 50 "	a few weakly motile, ma- jority closed	" " , partially open
" 30 "	all rather motile	a few weakly motile, parti- ally open
Cl 100 "	all still, majority closed	all still, partially open
" 50 "	a few weakly motile, parti- ally open	1 weakly motile, partially open
" 25 "	rather weakly motile	rather weakly motile
Blank	very strongly motile	very strongly motile

Revival after 16 hours:

Cu 50 mg/l	all still and \pm open	all still and \pm open
" 30 "	" " " " "	" " " " "
" 10 "	a fair number weakly motile, others \pm open	" " " " "
Fo 100 "	many animals rather motile	many animals moderately motile
" 50 "	rather strongly motile	strongly motile
" 30 "	strongly motile	" "
Cl 100 "	many animals rather motile	a fair number moderately to rather motile
" 50 "	many moderately to rather motile	many animals rather motile
" 25 "	many animals rather motile	many animals rather motile
Blank	very strongly motile	very strongly motile

TABLE IV.

2nd Experiment.

Stones with large *Balanus balanoides* and mussel shells with small *Balanus crenatus*.

Conditions at end of exposure:

	<i>Balanus balanoides</i>	<i>Balanus crenatus</i>
Cu 50 mg/l	all still and open	not observable
" 30 "	" " " "	all still, majority open
" 10 "	1 very weakly motile, others still and open	" " partially open
Fo 100 "	all still, majority \pm closed	" " majority \pm closed
" 50 "	1 weakly motile, others still, many \pm open	" " many \pm open
" 30 "	many rather motile animals	some motile animals, majority \pm open
Cl 100 "	a few very weakly motile, many \pm open	all still, many \pm open
" 50 "	some weakly motile, many \pm open	" " " " "
" 25 "	many rather motile animals	1 weakly motile, many \pm open
Blank	very strongly motile	very strongly motile

Revival after 16 hours:

Cu 50 mg/l	1 motile, others still and open	all still and \pm open
" 30 "	1 motile, others still and open	" " " " "
" 10 "	4 weakly motile, others still and open	" " " " "
Fo 100 "	all rather motile	all rather motile
" 50 "	" " "	" " "
" 30 "	" " "	" " "
Cl 100 "	" " "	some moderately motile, majority still and open
" 50 "	" " "	many rather motile, others partially open
" 25 "	" " "	some strongly motile, others partially open
Blank	very strongly motile	a fair number strongly motile, others \pm closed

TABLE IV.

*3rd Experiment.*Roofing tiles with small *B. crenatus*.

Conditions at end of exposure:

Cu	50 mg/l.	All still and open, in as far as observable.
"	30 "	All still, many \pm open.
"	10 "	All still, majority open.
Fo	100 "	All still, majority open.
"	50 "	A few motile animals, others still and \pm open.
"	30 "	A few motile animals, majority open.
Cl	100 "	All still, many \pm open.
"	50 "	1 motile, others still, majority \pm closed.
"	25 "	1 motile, others still, majority closed.
Blank.		Very strongly motile.

Revival after 15 hours:

Cu	50 mg/l.	1 weakly motile, others still and \pm open.
"	30 "	All still and \pm open.
"	10 "	1 weakly motile, others still and \pm open.
Fo	100 "	A fair number of motile animals, others \pm open.
"	50 "	Majority strongly motile.
"	30 "	Many strongly motile, majority of others \pm closed.
Cl	100 "	Many strongly motile, others partially \pm open.
"	50 "	A fair number strongly motile, others partially closed.
"	25 "	Majority strongly motile.
Blank.		Majority strongly motile.



1. Wanda, a *Mazama nemorivaga cita*, makes acquaintance with the snow. Dec. 1937.



2. Wanda sun bathing. June 1938.



3. Wanda teasing Chacopato about his first attempt to produce horns. June 1937. (phot. M. G. HUMMELINCK JR.)

CONCERNING A MAZAMA NEMORIVAGA CITA

BY

P. WAGENAAR HUMMELINCK.

The relative rareness of the "material" may justify this brief description of a lonely Colombian wood-brocket, who came to Europe as a lady-companion to a family of Venezuelan white-tailed deer.

"Wanda" was born somewhere in the Santa Marta region, near Rio Hacha, whence a coaster brought her to Curaçao as a pet for the two little daughters of Mr. and Mrs. L. JANSEN. In March 1937 she set out for the Netherlands in the company of "Chacopato", an *Odocoileus gymnotis* of Venezuela, and shi two prospective wives "Guanta" and "Carúpana". Later she lived at "Ockenrode", a country-seat near The Hague, until her death.

Though possessing quite a different personality from that of her odocoilean friends, she was immediately taken up in the hierarchical system of the family. She even put herself above Carúpana, who, though unquestionably the most timid of the ladies, all the same weighed twice as much as herself. – Immediately after the birth of her first child, Carúpana tried to push her way up to a higher rank, but she failed to do so. She was far superior in close combat, because Wanda's reach was not long enough to hit Carúpana properly on the head; but Wanda, after first defending herself, waited quietly until the rain of blows had ceased, leaving a breathless opponent, and then took up the pursuit. It usually ended by the timely intervention of Guanta, who made a thrust at Wanda, trying to smack her on the hind-quarters. Wanda then undauntedly retreated to take a rest.

Wanda didn't like wintertime, during frosty periods she shivered easily and her ears often chapped. In December 1938 her condition grew noticeably worse, she became listless, somewhat dull and moved with difficulty. In the end she suffered from convulsions and began to wheeze. On the morning of February 7th 1939, she quietly passed away.

FELIX D'AZARA, 1801, was the first author to whom we can turn for any intelligent description of the small American deer with simple, short spikes, which became generally known in the eighteenth century. He described in great detail and with accuracy the two species which inhabit Paraguay, under the names "gouazoupita" and "gouazoubira". In a paper by ILLIGER, published in 1815, AZARA's gouazoupita was named *Cervus rufus*, and his gouazoubira *Cervus simplicicornis*, the first being the red and the other the brown brocket of Paraguay.

In 1817 FRÉDÉRIC CUVIER described a red and a brown brocket from Cayenne. The red one, which he identified with the gouazoupita of AZARA, under the name of *Cervus rufus*, the brown one, identified with AZARA's gouazoubira, under the name of *Cervus nemorivagus*. Both forms however, seem to be specifically different from the brockets of Paraguay. During the early part of the nineteenth century, all the brockets then known to scientists, were referred to two species: a red one, known as *Cervus rufus* F. Cuv. (= *Moschus americanus* ERXLEBEN, 1777) and a brown one, known as *Cervus nemorivagus* F. Cuv. For a long time afterwards, these names became "blanket" names for respectively the "red-brockets" and the "brown-brockets", in which groups the genus *Mazama* is generally divided on the sole basis of colour.

In 1878 VICTOR BROOKE recognized 6 species, but only four of them as well established. LYDEKKER, in 1898, distinguished 7 species. In 1915 however, the latter treated 10 species and 5 subspecies, while J. A. ALLEN, in the same year, recognized 18 species and 6 subspecies as probably valid.

To the "group of the brown brockets" may belong,

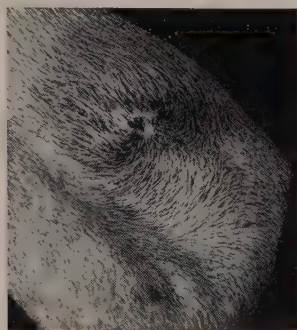
according to the classification of LYDEKKER, 1915:	according to the classification of J. A. ALLEN, 1915:
<i>Mazama</i>	<i>Mazama</i>
<i>simplicicornis simplicicornis</i> (Ill.) (Brazil! Paraguay to Eastern Venezuela and Trinidad.) (= <i>simpl. simpl.</i>)	<i>simplicicornis</i> (Ill.) (Paraguay!) <i>nemorivagus</i> (F. Cuv.) (Cayenne! Guyana.)
<i>simplicicornis mexianae</i> (HAGMANN) (Mexiana, mouth of Amazone!)	(not cited)
<i>simplicicornis citus</i> OSGOOD (East of Lake Maracaibo!)	<i>cita cita</i> OSGOOD (East of Lake Maracaibo!)



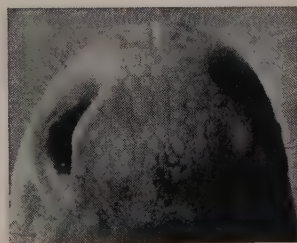
1. Head of *Mazama nemorivaga cita*, just after death.



2. Palate.



3. Tuft of hair on right tarsal gland.



4. Rhinarium, from above.

(not cited)	<i>cita sanctaemartae</i> J. A. ALLEN (Bonda, near Santa Marta, Colombia!)
<i>nana</i> (LESSON)	(not cited; in part <i>simpl.</i>) (Mato Grosso, Brazil!)
<i>tschudii</i> (WAGNER)	<i>tschudii</i> (WAGNER) (Perú, abt. 5000 m!)
<i>pandora</i> (MERRIAM)	<i>pandora</i> (MERRIAM) (Yucatan!, Campêche.)
(not cited)	<i>murelia</i> J. A. ALLEN (Caquetá, Colombia!)

Notwithstanding the considerable difference in cranial characters, which however, is chiefly induced by the great relative breadth of the skull, the present specimen has been identified both with *Mazama americana citus* Osgood and *Mazama cita sanctaemartae* J. A. ALLEN. Judging from literature, I cannot find any difference which justifies subspecific separation. — If *Mazama nemorivaga* and *Mazama simplicicornis* are really specifically different, which I cannot ascertain at this moment, I should like to accept this specimen as *Mazama nemorivaga cita*.

Mazama nemorivaga cita Osgood

Mazama nemorivaga (F. Cuvier). ALLEN, 1904, p. 429.

Mazama americana citus OSGOOD, 1912, p. 43.

Mazama simplicicornis citus Osgood. LYDEKKER, 1915, p. 212.

Mazama cita cita Osgood. ALLEN, 1915, p. 550.

Mazama cita sanctaemartae ALLEN, 1915, p. 550.

Mazama americana citus Osgood. PITTIER et TATE, 1932, p. 257.

Pelage, roughly characterized: Upperparts brownish-grey, somewhat yellow, finely punctuated; lower sides paler; under sides white or whitish. Forehead with a noticeable tuft. — Upperpart of body brown-grey, finely yellowish punctuated; hairs brownish-grey, paler towards base, rather narrowly banded with pale yellow near top, 18–22 mm long in centre of back, rather stiff. Lower sides paler, losing finely punctuated appearance; hairs finally very light brownish-yellow or nearly whitish, usually with small, dark tip. Sides of neck pale grey, very slightly brownish, lower part nearly unpunctuated; hairs pale greyish, whitish towards base, rather narrowly banded with very pale yellow or white near top, with small dark tip. Upperpart of neck grey, very slightly brownish, finely whitish punctuated; hairs greyish, rather narrowly banded with very pale yellow near top, with small dark tip; a rather vague median line of nearly 1 cm broad, running

from occiput and fading in scapular region, the hairs becoming somewhat darker and losing lightly punctuated appearance. Upperpart of throat white; chin whitish. Sides of head generally pale yellowish and brownish grey, very finely and lightly punctuated. Around the eye a rather light, more brownish-yellow area, broadest on posterior upper side, rather sharply bounded in interorbital region but fading towards other sides. Eyelashes at upperside thick and intensely black. Forehead yellowish grey-brown, finely punctuated with brownish-yellow; hairs brownish-grey, banded with brownish-yellow near top, 15-18 mm long, coarse and stiff, suberect, forming a noticeable tuft; - distal part brownish yellowish-grey, finely punctuated with pale yellow; hairs greyish, slightly brown, rather narrowly banded with yellow near top, 9-12 mm long, less stiff, emphasizing the tuft by their

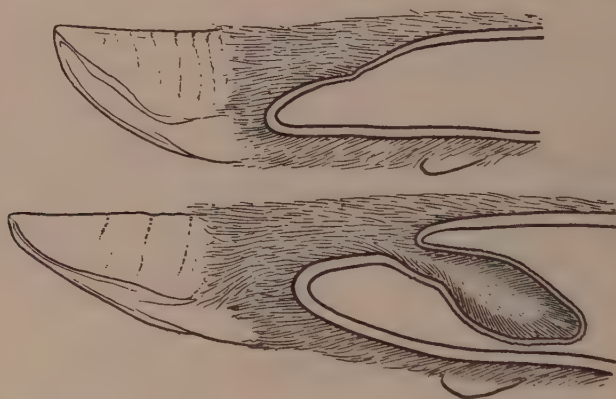


Fig. 1. Section of right forefoot (above) and right hindfoot (below) of *Mazama nemorivaga cita*. Pedal-gland practically lackin in the former, well developed in the latter.

opposite direction; between ears with a rather conspicuous concentration of grey, nearly 2 cm wide, narrowing to the neckstreak; - proximal part running smoothly into the very short greyish hairs of rostrum. Rostrum very short haired, downy, grey; more haired, pale yellowish brown-grey and very finely punctuated at the sides; border of nostrils rather dark coloured. Rhinarium light greyish; a rather small white spot at the anterior side. Outside of ears greyish, lightly coloured, lightest at lower posterior side, darkest at upper anterior side; scarcely covered by short, soft, greyish, 2-3 mm long hairs, practically naked; well haired at base. Inside of ears with some rows of rather long, soft, whitish hairs, practically naked. Underparts of body white or whitish in median part, with a vague yellowish-brown band across breast behind axil of foreleg. Abdomen, inguinal region and innerside of upper-thigh white or whitish; innerside of upper-thigh of foreleg and upperside of breast near axil white or whitish, this white being separated from that of abdomen by a faint yellowish-brown band across the breast. Front and outer-side of legs somewhat yellowish brownish-grey, the foreleg more greyish; lightly and more yellowish coloured on digits;



Skull of adult female *Mazama nemorivaga cita*, from below, from above and from the left.

anterior edge of leg distinctly darker, forming a vague dark streak, on foreleg from above digits to halfway thigh, on hindleg at middle of lower part only; posterior outer-side of hind-thigh with long, brown, to 45 mm long hairs. Postero-interior side of hindleg a little paler than anterior side, of foreleg much paler than anterior side, often nearly white. Tarsal gland with whorl of coarse, stiff, yellowish-brown hairs, up to 20 mm long; hairs in centre whitish and flattened. Tail yellowish-brown above, white-edged, white below; hairs to 55 mm long.

Skull-measurements in mm and in straight lines, values for left and right given separately when necessary. — Tip of premaxilla to supraoccipital-process 167, id. to back of occipital-condyle 159, id. to intercondyloid-incision 148, id. to anterior edge of auditory-canal $145\frac{1}{2}$, id. to anterior border of choana 99, id. to back of M^3 $104/105$, id. to front of P^1 $48/49$, crown-length of upper molariform series 55, M^1 to M^3 $31\frac{1}{2}$, alveolar-length of upper molariform series 53, distance between inner edges of P^1 -alveoles $22\frac{1}{2}$, between outer edges of P^1 -alveoles 37, between inner edges of M^2 -alveoles $32\frac{1}{2}$, between outer edges of M^2 -alveoles $55\frac{1}{2}$, length of incisive-foramen $21\frac{1}{2}$, length of vomer dividing choana $18\frac{1}{2}$, id. at palatal margin $13\frac{1}{2}$, tip of premaxilla to medial tip of nasalbone $33\frac{1}{2}$, medial tip of nasalbone to supraoccipital-process 142, length of nasalbone 45, breadth of nasalbone $13\frac{1}{2}$, tip of premaxilla to anterior border of orbit $81/83$, anterior border of orbit to posterior border $31\frac{1}{2}$, superior border of orbit to inferior border 31, posterior border of orbit to supraoccipital-process $69/70$, shortest distance between borders of orbits $43\frac{1}{2}$, greatest distance between outside of orbits 82, between outside of zygomatical-arches $87\frac{1}{2}$, between mastoid-prominences $59\frac{1}{2}$, between paraoccipital-processes $36\frac{1}{2}$, outside of basisphenoid to outside of centre of parietal-bone $53\frac{1}{2}$, supraoccipital-process to nuchal-tubercles $24\frac{1}{2}$, nuchal-tubercles to opposite innerside of foramen magnum 15, between inner edges of occipital-condyles 15, between outer edges of occipital-condyles $33\frac{1}{2}$, level through paraoccipital-processes and molar-crowns to top of forehead 69; ratio of preorbital-length to condylobasal-length $51\frac{1}{2}\%$; ratio of zygomatical-breadth to condylobasal-length 55% . Tip of mandible to coronoid-process $140/141$, id. to dentary-condyle $133\frac{1}{2}$, id. to angular-process $139\frac{1}{2}/141$, coronoid-process to dentary-condyle, $23\frac{1}{2}$, crown-length of lower molariform series at base 60 at top 57, M^1 to M^3 38, tip of mandible to back of M^3 $102\frac{1}{2}$, id. to front of P^1 $41\frac{1}{2}/42\frac{1}{2}$, alveolar-length of lower molariform series $60\frac{1}{2}$, crown-length of dentary incisor series $11\frac{1}{2}$, length of enamel-cap of I^1 $6\frac{1}{2}$, alveolar-length of incisor series $9\frac{1}{2}$, height of coronoid-process above basal-level 74.

Body-measurements of dead specimen, in mm. — Tip of rhinarium to tip of tail-vertebrae 990 (in life 1050–1100); id. to root of tail 920; id. to supra-occipital-process 200; id. to anterior eye-corner 90; length of pit of preorbital-gland from eye-corner 16; distance between anterior eye-angles 75; id. between anterior and posterior eye-corner 28; length of ear from crown 110; id. from notch abt. 80; width of ear, stretched 78; id. in natural condition 65; breadth of rhinarium between nostrils 30; circumference behind nostrils 150; id. behind mouth-corner 185; id. behind orbits 308; id. at head-top 320; id. of upper-part of neck 220; id. at girth 700; apex of forefoot to shoulder 545 (in life 450–500); apex of hoof to proximal end of radius 325;

apex of hindfoot to rump 680 (in life 500-550); apex of hoof to proximal end of tibia 390; id. to proximal end of tarsus 260.

Feet-characters, measurements in mm, left/right. — Mediodorsal length of forefoot-nail $24\frac{1}{2}/24-24/24$; breadth of forefoot-hoof $15\frac{1}{2}/16-16/15\frac{1}{2}$; thickness of id. $8\frac{1}{2}/9\frac{3}{4}-9\frac{1}{4}/9\frac{1}{2}$; pedal-gland in forefoot practically lacking; length of cannon-bone 106-105; length of metacarpal-rudiments (only two preserved, position uncertain) 50 and $51\frac{1}{2}$; breadth of distal part of id. $2 \times \frac{1}{2}$ and $1 \times \frac{1}{4}$, of remaining part $\frac{3}{4} \times \frac{1}{4}$ and $\frac{3}{4} \times \frac{1}{4}$; mediodorsal length of hindfoot-nail $26/26\frac{1}{2}-26\frac{1}{2}/26$; breadth of hindfoot-hoof $16/16-16/16$; thickness of id. $10/9\frac{1}{2}-10/10$; depth of pedal-gland in hindfoot 26-28; greatest width of id. 8-10; metatarsal-gland lacking; tarsal-gland present, well haired.

Weight in adult state, in kg. — Usually $17\frac{1}{2}$, maximum 18, minimum (at death) $16\frac{1}{2}$. — *Age* probably 4-5 years. *Sex* female.

Material in the Zoological Museum of Amsterdam (prepared skin; skull, unmounted skeleton; tongue, heart, lungs and intestines on formaline).

LITERATURE.

- ALLEN, J. A., 1904, Report on Mammals from the District of Santa Marta, Colombia, . . . *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 20, pp. 407-468, 4 figg.
 ———, 1915, Notes on American Deer of the Genus *Mazama*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 34, pp. 521-553.
 AZARA, FELIX D'., 1801, *Essays sur l'Histoire Naturelle des Quadrupèdes de la Province du Paraguay* 1, lxxx + 366 pp. Paris (2 vol.).
 BROOKE, VICTOR, 1878, On the Classification of the Cervidae . . . *Proc. Zool. Soc. London* 1878, pp. 883-928, 19 figg., tab. 55.
 CUVIER, FRÉDÉRIC GEORGES, 1817, in: *Dictionnaire des Sciences Naturelles* 7 (p. 485). Strasbourg et Paris.
 ERXLEBEN, IO. CHRIST. POLYC., 1777, *Systema Regni Animalis* . . . *Mammalia*. Index + xlviii + 636 pp. Lipsiae.
 ILLIGER, J. C. W., 1815, *Ueberblick der Säugthiere nach ihrer Verbreitung über die Welttheile*. *Abh. Ak. Wiss. Berlin* 1804-1811, pp. 39-159.
 LYDEKKER, R., 1898, *The Deer of all Lands* . . . xx + 329 pp., ill., London.
 ———, 1915, *Catalogue of the Ungulate Mammals in the British Museum (Natural History)* 4. xxi + 438 pp., ill., London.
 OSGOOD, WILFRED H., 1912, *Mammals from Western Venezuela and Eastern Colombia*. *Field Mus. Nat. Hist. Publ. Zool.* 10, pp. 33-66, tabb. 4-5.
 PITTIER, H. et H. H. TATE, 1932, *Sobre Fauna Venezolana. Lista Provisional de los Mámiferos observada en el País*. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.* 1, pp. 249-278.

OSTRACODA OF THE NETHERLANDS

BY

H. C. REDEKE and A. DEN DULK Jr.

The following paper contains a preliminary list of the Ostracoda found hitherto in the Netherlands which is chiefly based on our own collections of the years 1930–1939. Additional material has been received from various Dutch hydrobiologists, especially from Miss A. P. C. DE Vos and Mr. P. WAGENAAR HUMMELINCK; we wish to express our sincere thanks for their help.

The nomenclature used is that of Mr. W. KLIE in his excellent monograph of the German Ostracoda (1938). For the sake of convenience the species of each genus are arranged in alphabetical order.

The literature of our Ostracoda is rather poor. A few species are mentioned by BURGERSDIJK (1853) and SNELLEN VAN VOLLENHOVEN (1861). HAVINGA records 6 species from the Zuidlaarder Meer (Gron.) and ROMIJN (1919) 8 from the Zuid-willemsvaart (North Brab.). A more extensive account of the group is given by Miss G. M. DE LINT (now Mrs. VAN OORDE-DE LINT) in the year 1924, listing in total 15 species, which were partly checked by KLIE (vide also KLIE, 1929). Smaller contributions were published by HOFKER (1928, 1932) and BEYERINCK (1929).

In the year 1936 the senior author (R.) published a paper on the Ostracoda of the Zuiderzee before its closure; 11 species including a new one, *Loxoconcha emelwardensis*, and a new variety of *Cypria ophthalmica* occurring in brackish water are described and figured.

Of foreign contributors are to be named besides KLIE, BRADY and NORMAN (1889) who mention not less than 37 species (7 freshwater and 30 marine) which were found by BRADY in samples dredged by a Mr. DAVISON in the estuaries of the rivers Maas and Scheldt, and MONIEZ who examined a few samples from Holland collected by A. DOLLFUS (fide BRADY and NORMAN).

From two earlier publications (BRADY, 1869; BRADY and

ROBERTSON, 1870) it appears however that Mr. DAVISON's samples of the River Scheldt were collected near Antwerp, that is to say in Belgium! So the authors' statement "River Scheldt, Holland" is not quite correct. On the other hand Mr. DAVISON's specimens from the Maas were collected near Schiedam. Consequently the records "Holland" of later authors (Sars, Klie and others), based upon BRADY and NORMAN's paper, need revision.

Our present list is of course far from complete, as our knowledge of marine forms is still quite insufficient. Nevertheless we are going to publish our records, be it in a preliminary and somewhat condensed form, as we hope that some of our junior hydrobiologists will be stimulated to further faunistic and ecological investigations of these fascinating little Crustacea.

Sub-order

PODOCOPA

I. Fam. CYPRIDAE

Subfamily: Candocyprinae

Genus *Candona* Baird, 1845

- C. acuminata* Fischer. – Near the Hague and Leerdam (D. D.).
- C. angulata* G. W. Müller. – Rather common in brackish water.
- C. balatonica* Daday. – Kagerplassen near Leiden (D. D.).
- C. candida* (O. F. M.). – Near the Hague, Utrecht and Vreeland (D. D.).
- C. compressa* (Koch). – Near the Hague, Utrecht and Vreeland, common (D. D., DE Vos); in a ditch at Bolsward (D. D.); pool of Langeraar (DE LINT).
- C. fabaeformis* Fischer. – Near Leiden and Vreeland (D. D.).
- C. hartwigi* G. W. Müller. – Near the Hague, Gouda, IJsselstein and Vreeland, along the river Linge and in a rupture basin („doorbraakkolk") near Rijswijk, N.Br. (D. D.).
- C. hyalina* (Br. & Rob.). – Scheveningen, Veur, Utrecht (D. D.).
- C. levanderi* Hirschmann. – Kagerplassen (D. D.).
- C. lobipes* Hartwig. – Zoeterwoude near Leiden (D. D.).
- C. marchica* Hartwig. – Near the Hague and Vreeland (D. D.).
- C. neglecta* G. O. Sars. – Near Leiden and Vreeland, in a ditch at Hichtum, Fr. (D. D.); harbour of Blokzyl, IJsselmeer (R.).

- C. parallela* G. W. Müller. – Zoeterwoude, Tienhoven, in a ditch near Gorssel, Geld. (D. D.).
- C. pratensis* Hartwig. – Along the river Linge, in a ditch near Gorssel, Geld. (D. D.); lagoons on the North Holland coast of the IJsselmeer, harbour of Blokzyl (R.).
- C. protzi* Hartwig. – Near Veur (D. D.); on the isle of Schouwen, in nearly fresh water (WAGENAAR HUMMELINCK leg., R. det.).
- C. rostrata* Br. & Norm. – Near Zoeterwoude (D. D.); lagoons on the North Holland coast of the IJsselmeer (R.).
- C. sarsi* Hartwig. – In the Biesbosch (D. D.).
- C. weltneri* Hartwig. – Rather common in fresh and nearly fresh water.

Genus *Candonopsis* Vávra, 1891

- C. kingsleii* (Br. & Rob.). – Near the Hague, Leiden and Vreeland, along the river Linge (D. D.).

Genus *Paracandona* Hartwig, 1899

- P. euplectella* (Br. & Norm.). – Polder Veerstaalblok near Gouda (R.).

Genus *Cyclocypris* Brady & Norman, 1889

- C. laevis* (O. F. M.). – Common in fresh and oligohaline waters.
- C. ovum* (Jurine). – As the foregoing but less frequent.

Genus *Cypria* Zenker, 1854

- C. exsculpta* (Fischer). – Near Utrecht, Zeist, Vreeland (D. D.); canal at Eerbeek, Geld. (R.).
- C. ophthalmica* (Jurine). – Frequent in fresh and oligohaline waters.
- C. opht. var. subsalsa* Red. – On the isle of Schokland, lagoons on the coast of the IJsselmeer (R.).

Genus *Physocypris* Vávra, 1897

- P. kraepelini* G. W. Müller. – In a lagoon named Hoogendijkbraak on the North Holland coast of the IJsselmeer (R.).

Subfamily: Ilyocyprinae

Genus *Ilyocypris* Brady & Norman, 1889

- I. bradyi* G. O. Sars. – Near Reeuwijk (D. D.); Zuidwillemsvaart (ROMIJN).
I. decipiens Masi. – Rather common in the IJsselmeer and certain lagoons along its coast (R.); in a rupture basin (kolk) near Rijswijk (N.Br.) (D. D.).
I. gibba Ramdohr. – Near the Hague, Leiden and Gouda (D. D.); brooks in South Limburg (DE LINT); Zuidlaardermeer (HAVINGA); Zuidwillemsvaart (ROMIJN).

Subfamily: Cyprinae

Genus *Notodromas* Lilljeborg, 1853

- N. monacha* (O. F. M.). – Common in fresh water.

Genus *Cyprois* Zenker, 1854

- C. marginata* (Strauss). – Kagerplassen (D. D.); in a pool near Winterswijk (R.).

Genus *Cypris* O. F. Müller, 1776

- C. pubera* O. F. M. – Along the river IJssel near Gorssel (D. D.).

Genus *Eucypris* Vávra, 1891

- E. lutaria* (Koch). – Luntersche beek near Amersfoort (DE LINT); along the river Linge (D. D.).
E. pigra (Fischer). – Zuidwillemsvaart (ROMIJN).
E. virens Jurine. – Near Amsterdam (R.); near the Hague and Leiden, along the river Linge and river IJssel near Gorssel (D. D.).

Genus *Cypricercus* G. O. Sars, 1895

- C. affinis* (Fischer). – Near Vreeland, along the river Linge (D. D.); common in ditches at Gorssel and in a pool near Winterswijk (R.).
C. fuscatus (Jurine). – Common in fresh waters.

Genus *Heterocypris* Claus, 1892

- H. fretensis* Br. & Rob. – Coast of the IJsselmeer at Spakenburg, estuary of the river IJssel near Kampen (R.).
H. incongruens (Ramdohr). – Ditch on the isle of Terschelling (DE LINT); near Scheveningen and Zoeterwoude (D. D.); Wyster (BEYERINCK).
H. salina (Brady). – Common in brackish waters.

Genus *Dolerocypris* Kaufmann, 1900

- D. fasciatus* (O. F. M.). – Polder Veerstaalblok near Gouda (R.).

Genus *Herpetocypris* Brady & Norman, 1889

- H. chevreauxi* G. O. Sars. – On the isles of Voorne and Terschelling (R. and D. D.); coast of the IJsselmeer (R.).
H. reptans (Baird). – Common in fresh waters.

Genus *Isocypris* G. W. Müller, 1908

- I. priomera* G. W. M. – Kager- and Loosdrechtsche plassen, Westeinder plas (D. D.); coast of the IJsselmeer; stomachs of ruffe (*Acerina cernua*) and perch (*Perca fluviatilis*), caught in the IJsselmeer, and in a lagoon near Kuinre, Overijssel (R.).

Genus *Cypridopsis* Brady, 1867

- C. aculeata* (Costa). – Frequent in brackish water.
C. newtoni Br. & Rob. – Near Zoeterwoude, in a ditch at Hichtum (D. D.); IJsselmeer and lagoons along its coast (R.).
C. parva G. W. M. – Estuary of the IJssel near Kampen. (R.).
C. vidua (O. F. M.). – Frequent and abundant in fresh and oligohaline water.

Genus *Potamocypris* Brady, 1870

- P. variegata* (Br. & Norm.). – On the isle of Voorne (HOFKER).

II. Fam. DARWINULIDAE

Genus *Darwinula* Brady & Norman, 1889

D. stevensoni (Br. & Rob.). – Zuidwillemsvaart (ROMIJN); near Vreeland and Leiden (D. D.); various lagoons on the coast of the IJsselmeer (R.).

III. Fam. CYTHERIDAE

Subfamily: Limnocytherinae

Genus *Limnocythere* Brady, 1867

L. inopinata (Baird). – Common in fresh and oligohaline waters.

Subfamily: Cytherideinae

Genus *Cyprideis* Jones, 1856

C. litoralis (Brady). – Common in brackish, especially mesohaline waters.

C. litoralis var. *torosa* Jones. – With the species but less frequent.

Genus *Cytheridea* Bosquet, 1851

C. angustata (Baird). – Northern part of the former Zuiderzee (R.); river Maas, Holland (BR. & NORM.).

Subfamily: Cytherinae

Genus *Cythere* O. F. Muller, 1785

C. albomaculata Baird. – Easter Scheldt (D. D.).

? *C. navicula* (Norman). – Estuary of the Meuse, Holland (BR. & NORM.).

C. porcellanea Brady. – River Maas, Holland (BR. & NORM.).

Genus *Leptocythere* G. O. Sars, 1925

L. castanea G. O. Sars. – Zuiderzee, rare (R.); Easter Scheldt (D. D.).

L. pellucida (Baird). – Easter Scheldt (D. D.); river Maas, Holland (BR. & NORM.).

? *L. tenera* (Brady). – River Maas, Holland (BR. & NORM.).

Genus *Cytheromorpha* Hirschmann, 1909

C. fuscata (Brady). – Kinselmeer, North Holland, coast of the IJsselmeer at Diemen (R.); River Maas, (BR. & NORM.).

Genus *Metacypris* Brady and Robertson, 1870

M. cordata Br. & Rob. – Near Zoeterwoude and Vreeland (D. D.).

Subfamily: Cytherurinae

Genus *Cytherura* G. O. Sars, 1865

C. angulata Brady. – River Maas, Holland (BR. & NORM.).

C. cellulosa (Norman). – As before.

C. gibba (O. F. Muller). – Rather common in mesohaline waters.

C. nigrescens (Baird). – River Maas, Holland (BR. & NORM.).

C. sella G. O. Sars. – As before.

C. striata G. O. Sars. – As before.

Subfamily: Loxoconchinae

Genus *Loxoconcha* G. O. Sars, 1865

L. emelwardensis Red. – Isle of Schokland and else in the former Zuiderzee. (R.).

L. gauthieri Klie. – Isle of Schouwen, rather frequent in mesohaline water (WAGENAAR HUMMELINCK leg., R. det.).

L. impressa (Baird). – Zuiderzee, mesohaline ditches in North Holland (R.); Easter Scheldt (D. D.).

? *L. viridis* (O. F. Muller). – River Maas, Holland (BR. & NORM.).¹⁾

Genus *Cytheropteron* G. O. Sars, 1865

C. depressum Br. and Norm. – River Maas, Holland (BR. & NORM.).

Subfamily: Xestoleberinae

Genus *Xestoleberis* G. O. Sars, 1865

X. aurantia (Baird). – Rather common in mesohaline waters.

¹⁾ Most probably *L. impressa* (Baird).

Subfamily: Paradoxostominae

Genus *Paradoxostoma* Fischer, 1855

P. ensiforme Brady. – River Maas, Holland (BR. & NORM.).

P. normani Brady. – Easter Scheldt (D. D.).

P. variabile (Baird). – River Maas (BR. & NORM.).

Genus *Sclerochilus* G. O. Sars, 1865

S. contortus (Norman). – As before.

Genus *Paracytherois* G. W. Müller, 1894

P. flexuosa (Brady). – As before.

Genus *Cytherois* G. O. Sars, 1865

C. fischeri G. O. Sars. – Easter Scheldt (D. D.).

REMARKS

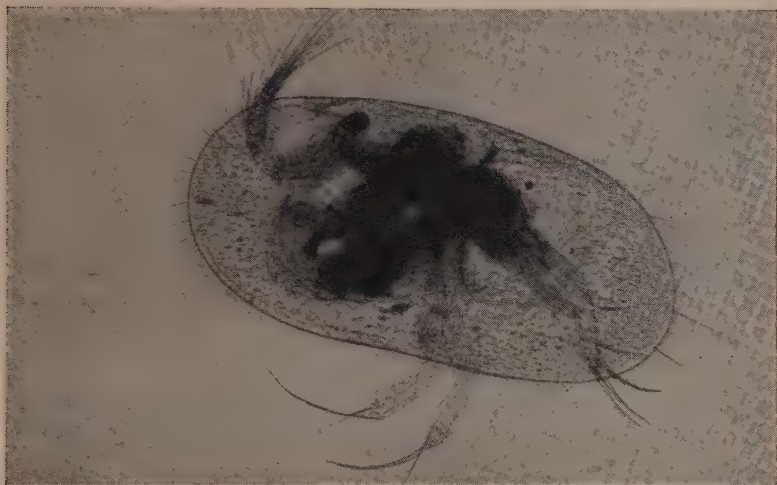
Some of the species recorded by BRADY and NORMAN seem to be doubtful: they are denoted by a ?. The remaining are for the greatest part known as occurring more or less abundantly in Central Europe and on the British Isles. Two of them however deserve special consideration.

Isocypris priomena. – The occurrence of this handsome Ostracod is of considerable interest since it has not previously been recorded from Northwestern Europe. It was first described by G. W. MÜLLER (1908), who found a single ♀ in material collected near Simonstown (South Africa). Males were absent. A more detailed description, based on specimens raised from dried mud taken at Green Point Common and Klipdam near Kimberley (South Africa) has been published by G. O. SARS (1924). Most of the specimens examined were of the female sex, but he has also succeeded in finding some few males.

In the year 1927 a new species, *Isocypris arnoldi*, was recorded by DUBOWSKY. He too had no more than a single ♀ at his disposition, found in an affluent of the river Don (Ukraine). A critical examination of the author's description and figures however convinced us that DUBOWSKY's form has to be referred to MÜLLER's *I. priomena*, a view which was also suggested by G. O. SARS.

We obtained this easily recognizable little Ostracod from various localities (vide supra), both juvs. and adults, and chiefly from weak oligohaline waters. Although they are by no means abundant they must occur locally in rather dense swarms, since the senior author has found them in considerable numbers among the stomach contents of young fishes caught in the IJsselmeer.

We are inclined to consider the occurrence of this species in the three widely separated localities mentioned before as



Isocypris priomena G. W. MÜLLER, ♀. — Oude Kuinder Kolk (Overijssel).
July 1938. — $\times 55$.

a new case of discontinuous distribution, not uncommon among aquatic animals. In our case perhaps we have to look at the storks as transferring agents.

The occurrence of *Loxoconcha gauthieri* in our brackish waters is of no less importance. It was first recorded by GAUTHIER (1928) from brackish estuaries near Bône (Tunisia) sub nom. *Cythere spec.* and in extenso figured by the author but without any description. Afterwards KLIE (1929), who previously collected the same species in Northern Germany, described it fully and added some new figures. In our samples it was by no means rare and probably further investigations will show

that *Loxoconcha gauthieri* belongs to the fauna of many other mesohaline localities.

Utrecht
Scheveningen December 5th 1939.

LITERATURE

- BEYERINCK, W., 1929. Enkele aantekeningen over Drente's fauna. *Levende Natuur*, **33**, 378-385.
- BRADY, G. S., 1869. Contributions to the study of the Entomostraca. IV. Ostracoda from the River Scheldt and the Grecian Archipelago. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (4) **III**, 45-50, pl. 7-8.
- BRADY, G. S. and D. ROBERTSON, 1870. The Ostracoda and Foraminifera of tidal rivers. *Ibid.* (4) **VI**, 1-33.
- BRADY, G. S. and A. M. NORMAN, 1889. A monograph of the marine and freshwater Ostracoda of the North Atlantic and of North-Western Europe. Section I. Podocopa. *Transact. Roy. Dublin Soc.* (2) **4**, 63-270, pl. 8-23, 4°.
- BURGERSDIJK, A. L. J., 1853. Land- en zoetwaterschaaldieren. In: *Herklots, Bouwstoffen voor eene fauna van Nederland*, **1**. Leiden, 164-168.
- DUBOWSKY, N. W., 1927. Ueber zwei neue Ostracoden im Bassin des Sewerny (Nord)-Donetz (Nebenfluss des Don). *Zool. Anz.* **73**, 81-88.
- GAUTHIER, H., 1928. Recherches sur la faune des eaux continentales de l'Algérie et de la Tunisie. (Thèse Paris). Alger, 1-419, 3 pl., 6 c., 4°.
- HAVINGA, B., 1919. Studiën over de flora en fauna van het Zuidlaarder Meer. (Acad. proefschr.). Groningen, 1-182, 1 krt.
- HOFKER, J., 1928. Preliminary notes on the flora and fauna of some freshwater lakes in the dunes of the island of Voorne (Holland). *Tijdschr. Ned. Dierk. Ver.* (3) **1**, 13-22.
- HOFKER, J., 1932. Voorne's duin, II. *Levende Natuur*, **36**, 369-382.
- KLIE, W., 1929. Beitrag zur Kenntnis der Ostracoden der südlichen und westlichen Ostsee, der festlandischen Nordseeküste und der Insel Helgoland. *Zeitschr. wiss. Zool.* **134**, 270-306.
- KLIE, W., 1938. Ostracoda, Muschelkrebse. *Tierwelt Deutschlands*, **34**, 1-230.
- LINT, G. M. DE, 1924. De Copepoden, Cladoceren en Ostracoden van het zoete en brakke water van Nederland en haar beteekenis als vischvoedsel. *Verh. Rapp. Rijksinst. Visscherijond.* **1**, 255-281, 4°.
- MONIEZ, R., 1889. Pêches de M. A. Dollfus en quelques points de France et de la Hollande. *Bull. Soc. études scientif. Paris.* (Paper not seen).
- MÜLLER, G. W., 1908. Die Ostracoden. In: *Deutsche Südpolar-Expedition 1901-1903*, **10**, Zoologie, **2**, 53-181, Taf. 4-19, fol.
- ROMIJN, G., 1919. Verslag over de fauna der Zuidwillemsvaart. *Natura*, **246**, 24-25.
- SARS, G. O., 1924. The fresh-water Entomostraca of the Cape Province (Union of South Africa), II. *Ann. South Afr. Mus.*, **20**, 105-193.
- SNELLEN VAN Vollenhoven, S. C., 1861. Overzicht der Gelede Dieren. In: *De Dieren van Nederland*, Haarlem, 33.

CHIROSTYLUS-ARTEN GESAMMELT VOM DAMPFER GIER IN DER JAVA-SEE

VON

A. J. VAN DAM.

ZOOLOGISCHES LABORATORIUM AMSTERDAM.

(Mit 3 Abbildungen.)

Von der Gattung *Chirostylus* sind zwei Arten vom Dampfer Gier in der Java-See gesammelt. Eine der Arten, *Chirostylus paucispinosus*, ist neu. Die andere, *Chirostylus ciliatus* van Dam, war schon von der Siboga-Expedition gesammelt.

Nach der Beschreibung der neuen Art und einigen kurzen Bemerkungen über *Ch. ciliatus*, folgt eine Bestimmungstabelle der zwölf bis jetzt bekannten *Chirostylus*-Arten.

Chirostylus paucispinosus n. sp.

Gier, No. 14, Exp. 12, 21-12-1908.

0°54'.5 S., 117°43'.5 O., 83 m., 1♂.

Durch die fast völlig unbewaffnete Oberfläche des Rückenschildes ähnelt sich diese neue Art dem *Chirostylus laevis* Henderson. Von den sieben Dornen, die dort diese Oberfläche zieren, sind hier aber nur zwei vorhanden, nämlich ein Paar Gastralstacheln, so dass die beiden Arten unter sich sogleich zu unterscheiden sind.

Das Rückenschild ist glatt und glänzend. Von den verschiedenen Regionen ist nur die Gastralregion mässig stark emporgewölbt und dadurch von den umliegenden Regionen deutlich abgegrenzt. Hinter der Gastralregion liegt die Cervicalfurche, welche wie ihre beiden Sulci ziemlich gut angedeutet ist.

Vorne trägt die Gastralregion links und rechts je einen langen schlanken, nach vorne gebogenen Stachel, dessen Spitze bis über den Augenstiel vorwärts ragt.

Das Rostrum ist distal schlank und stilettförmig, die Spitze ist nicht aufwärts gebogen, sondern geradeaus nach vorne

gerichtet und ragt etwas weniger weit vorwärts als das vordere Ende des Augenstieles. Der proximale Teil des Rostrums ist stark verbreitert, die dorsale Oberfläche dieses Teiles ist dreieckig und wird hinten von der emporgewölbten Gastralregion deutlich abgegrenzt.

Der Seitenrand des Rostrums setzt sich links und rechts in den schwach konkaven Augensulcus fort, der unbewaffnet

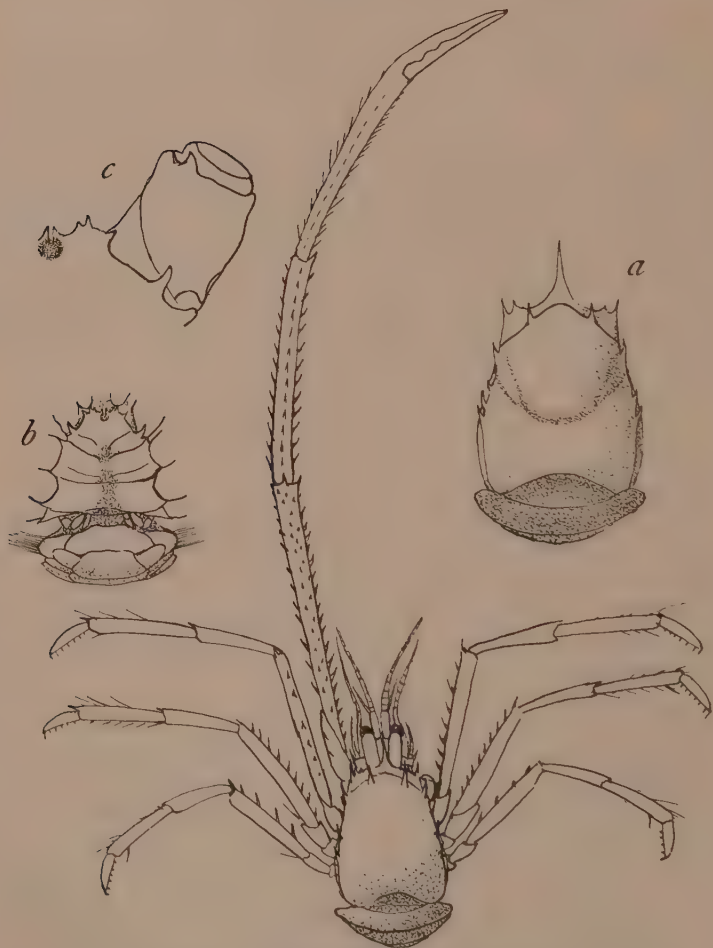


Abb. 1. *Chirostylus paucispinosus* n. sp. Rückenseite $\times 5.6$.
Abb. 1a. Rückenschild $\times 8$. Abb. 1b. Sterna $\times 8$. Abb. 1c. Das
dritte und vierte Sternum mit Coxa des Chelipeden $\times 24$.

endet und kaum merklich in den seitlichen Vorderrand des Rückenschildes übergeht.

Wiewohl ein deutlicher Seitenrand am Rückenschild nicht ausgebildet ist, möchte ich den Stachel am lateralen Ende des Vorderrandes des Rückenschildes dennoch Anterolateralstachel nennen. Dieser Stachel ist mässig gross und liegt in einem tieferen Niveau als die übrigen Stacheln am Seitenrande des Rückenschildes.

Von diesen Dornen am Seitenrande des Rückenschildes ist der vordere ein grosser schlanker, nach vorne gerichteter Stachel, dessen proximaler Anfang etwas vor der Querlinie der Anfangsstellen der Gastralstacheln liegt.

Weiter hinterwärts folgen am lateralen Rande erst ein grosser schlanker Stachel, noch vor dem hinteren Sulcus der Cervicalfurche und hinter diesem Sulcus ein kleiner Stachel, der rechts kaum angedeutet ist, und dahinter wieder zwei lange schlanke Dornen.

Weiter ist die dorsale Oberfläche des Rückenschildes unbewehrt.

Der hintere, stark vorgewölbte Teil der Seitenfläche des Rückenschildes, der von der dorsalen Seite wahrnehmbar ist, ist unbewaffnet; der vordere Teil ist etwas weniger vorgewölbt, trägt einige Dörnchen und ist von der dorsalen Seite her nicht sichtbar.

Sämtliche Segmente des Abdomens sind unbewehrt.

Die Sterna sind jedes für sich etwas gewölbt und deshalb durch eine leichte Einsenkung der Oberfläche von einander getrennt. Die ventrale Oberfläche des Sternums der äusseren Maxillipeden zeigt median eine konkave Aushöhlung, die hinten und seitlich, ziemlich scharf, durch eine halbkreisförmige Grenzlinie von der übrigen flachen Oberfläche abgegrenzt ist.

Der Vorderrand dieses Sternums zeigt in der medianen Aushöhlung der Oberfläche zwei neben der Medianlinie stehende Dörnchen. Links und rechts von diesen Dörnchen zieht der Vorderrand schräg vorwärts, zeigt noch einige mikroskopisch kleine Unebenheiten und noch ein winziges Dörnchen, nahe seinem lateralen Ende, und endet in ein grösseres Dörnchen an der Grenze von Vorderrand und Seitenrand. Der Seitenrand ist konkav um die Anfangsstelle des dritten Maxillipeden ausgebogen und endet in eine vorspringende Spitze.

Am Seitenrande des Sternums der Chelipeden steht halb-

wegs ein starker hoch vorspringender Dorn; das hintere Ende des Seitenrandes ist an der Stelle des Gelenks stark vorgezogen.

Die Seitenränder der Sterna fünf und sechs sind gleichfalls halbwegs und am hinteren Ende vorgezogen, sie tragen aber keine Stacheln.

Die Oberfläche sämtlicher Sterna ist glatt und glänzend. Eine mediane Längsfurche der Sterna 4-7 ist vorhanden.

Die Augen sind lang und schmal. Der Stiel ist in der Mitte etwas eingeschnürt. Die Cornea ist kurz und nicht viel breiter als der Stiel.

Die Antennula ist sehr lang und stark, der Stiel ragt, wenn er völlig ausgestreckt ist, sehr viel weiter vorwärts als das Auge.

Die Antenne ist zart und kurz. Der Stiel reicht nur wenig weiter nach vorne als das Auge. Die Schuppe ist sehr schlank, stilettförmig, ihre vordere Spitze reicht bis zur Hälfte der Cornea.

Der basale Teil der Antenne trägt distal, lateral von der Schuppe, noch einen kleinen schmalen Stachel.

Nur der linke Scherenfuss ist dem Tier erhalten, dieser ist sehr lang und schlank. Merus und Carpus sind ihm gebrochen, es ist aber nichts verloren gegangen.

Die Coxa zeigt ventral, proximal, zwei spitze Höcker, die den hinteren Fortsatz des Sternumseitenrandes umgreifen. Distal trägt die Coxa medio-ventral und dorso-lateral einen deutlichen Stachel.

Das Ischium zeigt ausser einigen distal stehenden Stacheln noch einen dorsolateralen Stachel in der vorderen Hälfte und eine medio-ventrale Reihe von grossen Stacheln.

Merus, Carpus und Propus tragen sieben solcher Längsreihen von Stacheln. Die Dornen am Propus sind bedeutend kleiner als die von Merus und Carpus. Die beiden Finger sind lang und schlank und aussen völlig glatt. Sie tragen einige lange Haare. Der bewegliche Finger zeigt am Innenrande der Schere proximal einen grossen Höcker, der von zwei etwas kleineren Höckern am Innenrande des unbeweglichen Fingers eingeschlossen wird.

Das Ischium der Pereiopoden 2-4 trägt dorsal einen Dorn. Der Merus zeigt eine dorsale longitudinale Reihe grosser Dornen. Der Carpus ist unbewehrt. Der distale Teil des Propus und des Dactylus tragen lange dünne Haare. Der Propus zeigt in seinem distalen Teil ventral eine Reihe von schlanken stilett-

förmigen Stacheln. Der Dactylus trägt ventral eine Reihe starker Stacheln.

Masse:

Länge des Rückenschildes mit Rostrum	3.5 mm.
Breite des Rückenschildes	2.4 mm.
Länge des linken Scherenfusses	21 mm.
Länge der Palma des Scherenfusses	5 mm.
Länge des Dactylus des Scherenfusses	3 mm.

Chirostylus ciliatus van Dam.

VAN DAM, 1933, p. 12, f. 17, 18, 19, 20.

Gier No. 12, Exp. 2, 3-10-1908.

5°20' S., 114°34' O., 34-36 m., 1♂.

Das Männchen von der Java-See stimmt im allgemeinen mit der Beschreibung des weiblichen Siboga Exemplars überein. Nur gibt es einige kleine Abweichungen in der Bewaffnung, die ich hier teilweise erwähnen möchte.

Ausserdem ist das Rostrum verhältnismässig kürzer. Da es viel stumpfer endet als bei dem Siboga-Exemplar, vermute ich, dass die Spitze abgebrochen ist, wiewohl keine deutliche Bruchstelle zu sehen ist.

Die Grössenverhältnisse aller übrigen Organe, wie Augen, Antennulae, Schuppe und Stiel der Antenne stimmen unter sich und mit der Länge des Rückenschildes ganz gut überein. In meiner Beschreibung 1933 habe ich die Länge dieser Organe mit der des Rostrums verglichen. Diese Aufgaben sind für dieses abgebrochene Rostrum natürlich nicht richtig. Aus der Abb.

17, 1933 ist aber ihr gegenseitiges Grössenverhältnis gut zu ersehen.

Das Rostrum trägt hier symmetrisch links und rechts längs des Seitenrandes vier Dornen, von welchen der vordere und der hintere die grösseren sind.

In der Beschreibung 1933 steht S. 13: „Das 7 Sternum zeigt an seinem Vorderrande links und rechts eine Reihe von winzigen Dörnchen“. Für das Siboga- wie für das Gier-Exemplar gilt, dass dies für die Sterna 5-7 der Fall ist.

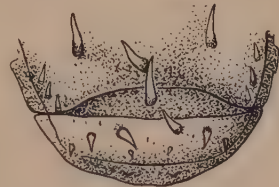


Abb. 2. *Chirostylus ciliatus* van Dam. Hinterer Teil des Rückenschildes und vordere Segmente des Abdomens.

Weitere Unterschiede scheinen mir von untergeordnetem Wert zu sein.

Nur möchte ich, weil er mir jetzt gerade auffällt, einen Fehler korrigieren in der Zeichnung 17, 1933. Dieser ist mir wahrscheinlich wegen des unregelmässigen Standes der Stacheln, damals nicht aufgefallen.

Das erste Abdomensegment trägt in der Medianlinie einen Stachel. Das zweite Segment zeigt vier Dornen in einer Querreihe. Das waren nur die grösseren Dornen, die ich damals nannte, zwei kleinere, mehr seitlich in der Querlinie, und zwei kleine Dornen hinter den zwei grösseren mittleren der Querlinie habe ich damals nicht erwähnt. Die beiden seitlichen Dornen und der rechte dieser zwei hinteren kleinen Dornen sind aber wohl abgebildet und letzterer ist sehr viel grösser gezeichnet als er es verdient.

Die Bewaffnung des zweiten Abdomensegmentes ist völlig symmetrisch, wie aus der Abb. 2 ersichtlich ist. Nur hat durch Beschädigung einer der grösseren Dornen bei dem Siboga-Exemplar einen schiefen Stand erhalten.

Bevor ich die Bestimmungstabelle folgen lass, möchte ich erst in Abb. 3 genau angeben, wie ich mir die verschiedenen Regionen des Rückenschildes zu unterscheiden gedenke. Speziell in Bezug auf den hinteren mittleren Teil, den ich Postcardial-region nennen werde, während er früher von einzelnen Autoren zu den Branchialregionen gerechnet worden ist.

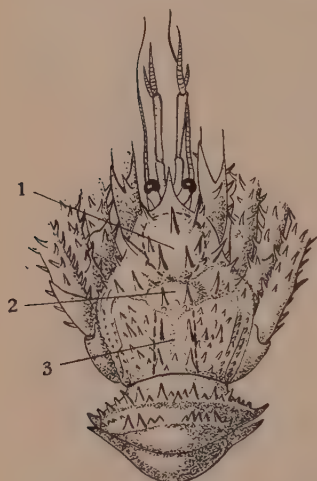


Abb. 3. *Chirostylus formosus* Milne-Edwards. Rückenschild mit Andeutung der Regionen. 1. Gastralregion, links und rechts davon die Hepatical-region.

2. Cardialregion. Vor der Cardialregion liegt die Cervicalfurche, welche sich links und rechts fortsetzt in seine beiden Sulci. Zwischen den beiden Sulci liegt die vordere Branchialregion.

3. Postcardialregion. Links und rechts davon die Branchialregion. Die Begrenzung der Gastralregion und die Seitengrenzen der Postcardial-region sind von einer gestrichelten Linie angegeben.

region nennen werde, während er früher von einzelnen Autoren zu den Branchialregionen gerechnet worden ist.

BESTIMMUNGSTABELLE

der bisher bekannten *Chirostylus*-Arten.

I. Abdomen unbewehrt.

1. Keine Cardialstacheln

a. Ein Paar Gastralstacheln

α. Ein Paar Branchialstacheln; Rostrum fehlt
Ch. dolichopus Ortmann.

β. Keine Branchialstacheln; Rostrum vorhanden
Ch. paucispinosus van Dam.

b. Ein medianer Gastralstachel und zwei Paare von
 Gastralstacheln *Ch. laevis* Henderson.

2. Cardialstacheln vorhanden

a. Vier mediane Gastralstacheln
Ch. spinifer Milne-Edwards.

b. Nur ein medianer Gastralstachel
Ch. sternoonatus van Dam.

II. Nur das sechste Abdomensegment ist bewaffnet

Ch. valdiviae Balss.

III. Mehrere Abdomensegmente sind bewaffnet.

1. Von den grösseren Cardialstacheln gibt es ein medianer
Ch. ciliatus van Dam.

2. Grössere Cardialstacheln gepaart

a. Ausser einem Paare von grösseren Cardialstacheln
 noch ein Paar von kleineren Stacheln und ein
 kleiner medianer Stachel

α. Postcardialstacheln: zwei Paar von grossen Sta-
 cheln, ein Paar von kleinen Stacheln und ein
 kleiner medianer Stachel
Ch. formosus Milne-Edwards.

β. Postcardialstacheln: Nur ein kleiner medianer
 Stachel *Ch. milne edwardsi* Henderson.

b. Nur gepaarte Cardialstacheln

 α . Ein Paar von Cardialstacheln*Ch. investigatoris* Alcock and Anderson. β . Zwei Paare von Cardialstacheln β_1 . Nur ein medianer Gastralstachel*Ch. defensus* Benedict. β_2 . Von medianen Gastralstacheln gibt es zwei grösseren und ein kleiner Stachel*Ch. hendersoni* Alcock and Anderson.

In der Siboga-Monographie 119, 1933, p. 38, ist eine vollständige Liste der Literatur mit Erwähnung von Paginae und Figuren aufgezählt.

Hier folgt nur die für die Zusammensetzung vorstehender Tabelle benutzte Literatur.

LITERATUR

- ALCOCK, A., 1899. Illustrations of the Zoology of the R.I.M.S. Ship Investigator, Calcutta, Crustacea 7, t. 36-45.
- ALCOCK, A., 1901. A descriptive Catalogue of the Indian Deep-sea Crustacea, Decapoda Macrura and Anomala in the Indian Museum, Calcutta.
- BENEDICT, J. E., 1903. Descriptions of a new genus and forty six new species of crustaceans of the family Galatheidae, with a list of the known marine species, Proc. U.S. Nat. Mus. 26.
- DAM, A. J. VAN, 1933. Die Chirostylidae der Siboga-Expedition, Rés. expl. zool. botan. océanogr. et géol. entreprises aux Indes Néerlandaises Orientales, 1899-1900, 39 a 7, 119.
- DOFLEIN, F., und H. BALSS. 1913. Die Galatheiden der deutschen Tief-See Expedition (Valdivia), 20, 3.
- HENDERSON, J. R., 1888. Report on the Anomura collected by H.M.S. Challenger 1873-76, Rep. Sci. Res. Voyage H.M.S. Challenger Zoology 27.
- MILNE-EDWARDS, A., et E. L. BOUVIER, 1897. Description des crustacés de la famille des Galathéidés recueillis pendant l'expédition du 'Blake' (et du 'Hassler'), Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard College, 19, 2.
- MILNE-EDWARDS, A., et E. L. BOUVIER, 1900. Crustacés décapodes, 1, Brachyures et anomures, Expéditions scientifiques du Travailleur et du Talisman pendant les années 1880-1883.
- ORTMANN, A., 1892. Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums, Galatheidea und Paguridea, Zool. Jahrb. 6.

ON THE ECOLOGY OF CARDIUM EDULE L.

BY

D. KREGER.

FROM THE ZOOLOGICAL STATION, DEN HELDER

	page
Introduction	157
Methods	158
Collecting	158
Division in yearclasses	160
Determination of grainsize and amount of organic material in the bottom	161
Time of submersion	162
Observations	164
A. "Zuidwal".	164
Density of population	164
Average sizes	169
Grainsize and amount of "flocky material" in the substratum	171
Time of submersion	173
Displacements of <i>Cardium</i>	174
Spatfall 1937.	176
B. "Achteruit."	178
C. "Goeree."	180
D. "Staart van Schieringhals."	182
E. Other localities	184
General considerations and conclusions	185
Spatfall	185
Growing up	189
Rapiditv of growth in relation to environment	192
Relations between density of population and grainsize of the sand	198

INTRODUCTION

Dr. J. VERWEY, director of the Zoological Station at Den Helder, directed my attention to the fact that the length of the shell, the distance of the growth rings on the latter, as well as the density of population of the common cockle, *Cardium edule*, on the sandflats opposite the Zoological Station at Den Helder, differed from place to place. He supposed that it might be possible by studying these differences in relation to environment

to get some insight into the question of what factors would be favourable or unfavourable to *Cardium*. I decided to take this subject in hand.

Literature on this matter is rather scarce and almost entirely consists of general remarks based on more or less casual observations. Definite facts relate to growth and density of population only (WALTON 1919, ORTON 1926, WRIGHT 1926, STEPHEN 1930). THAMDRUP's and to a certain extent WOHLLENBERG's papers excepted, literature gives hardly any details as to the relations of growth and density of population to physical and chemical environmental conditions. My own work in this latter respect was limited to observations about bottom-structure and tidal influence, factors which seemed both approachable and important as they may indirectly give an insight into current- and food problems.

The work was done in spring and summer 1937 and completed by observations made in the summers of 1938 and 1939. To avoid onesided conclusions the observations were not limited to the Zuidwal alone, but also extended to some other localities.

Other work, military duties and the hope of collecting further data prevented me from sooner publication.

I am greatly indebted to Dr. J. VERWEY for his suggesting the subject, his steady interest in the work and his valuable criticism during the composition of this paper.

METHODS

Collecting

As a starting point it was necessary to ascertain the distribution of *Cardium* on the Zuidwal flats (for situation of the locality see I fig. 1). To facilitate the work there, the Zoological Station has divided the flat into a number of quadrants of 200×200 m., marked by concrete poles at their angles. These poles are placed in rows running parallel to a stone dam, the so called Vangdam, against which the flat has gradually grown up. This dam has been built to press as much water from the ingoing and outgoing tide as possible through the harbour, to prevent the latter from silting up. The rows are indicated as A, B and C and consist of 9, 8 and 7 poles respectively (see fig. 3, p. 165).

The density of the *Cardium*-population was determined by counting the numbers of *Cardium* within square areas of 1 m^2 or $\frac{1}{4} \text{ m}^2$, within a distance of 5 m from each pole. The size of the squares

was chosen in accordance with the numbers and sizes of the cockles; where they were numerous (more than about 200 per m^2) usually three times $\frac{1}{4} m^2$ was examined; where the number was less, several m^2 were examined as a rule. For instance near C 2, where the population was very thin, 12 m^2 were examined.

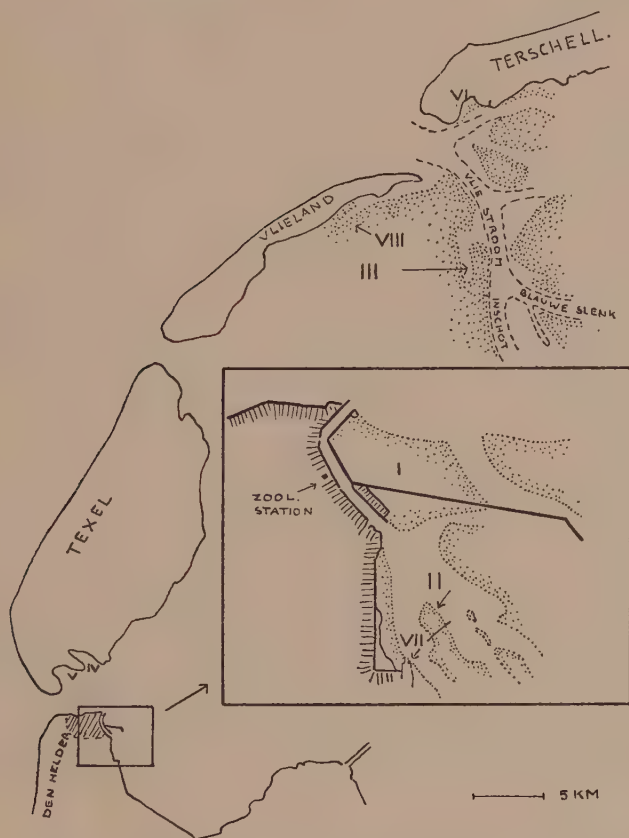


Fig. 1. Situation of the investigated localities in the Wadden-sea.

- I. Zuidwal.
- II. Bank in Achteruit.
- III. Staat van Schieringhals.
- IV. De Mok.
- V. Noordgat.
- VI. Noordvaarder.
- VII. Sluice of the Balgzand-canal.
- VIII. Banks behind Vlieland.

As the numbers change from one place to another it is impossible to obtain constant mean values. The differences in numbers from samples from one and the same place generally amounted to 20–40 % of the mean value or less, but sometimes to 50–100 % of this value.

By using the method described, however, any large errors caused by small accumulations of animals were sufficiently avoided.

Searching was done by digging up the square areas and passing them through a sieve, or rooting the cockles up by hand. Sifting was preferred at places with a dense population, grab-bling when few individuals were present. The last method is no less accurate than sieving when it is done systematically and when there are no individuals smaller than ± 1 cm.

The cockles collected from the squares were counted, divided into yearclasses and measured in order to determine the percentage of each yearclass in relation to the population and also the mean length of each yearclass. In connection with this, care had to be taken that collecting was very thorough. As the bigger cockles are always found first, they would be present in the sample in a relatively greater number than in the bottom. The number of cockles of each yearclass was not always sufficient to determine exact mean measures for their length. On the other hand, the number of cockles of one yearclass sometimes was so great that it was of no use to measure them all. In these cases I divided this quantity in two equal parts and measured only half the available number (columns with $\times 2$ in table II). In order to give an idea of the accuracy of the mean measures, table I gives not only the numbers and measures mentioned, but also the numbers from which the means have been determined. As a measure I took the greatest length.

Division in yearclasses

It is known that after a free swimming stage, according to ORTON (1927) lasting from about a fortnight to one month, the spat settles on the bottom. In 1937 this settling began on the Zuidwal in the first half of June and the same time is given for the cockles on Skallingen (Danish Westcoast) in 1934 (THAMDRUP, 1935, p. 39). Before the winter the young cockles—in southern England (ORTON, 1927) as well as in Holland—may reach a length of up to about 23 mm. During the coldest months



Fig. 2 From top to bottom: Yearclass '36, collected at B 8 on April 16, '37. Note the white margin. Further the year-classes '36, '35, '34, '33 and '32, collected at A 9, on March 30, 1937. The lines indicate the winterrings.

growth is practically stopped. From the last part of March or the beginning of April onward these young cockles show a white margin of newly formed shell, clearly contrasting with the older part (fig. 2, pl. V, top row). The part grown in winter, which is very narrow, is now shown as a so called winterring. As every winter such a ring is formed the age of the cockle is easily determined.

ORTON has shown, however, that each more or less important disturbance of the cockle's normal life, e.g. a short period of life outside the water, may result in the formation of a ring. Also a very long low tide, coinciding with high or low temperature, may cause a ring. Generally speaking winterrings are more distinct than these secondary rings. The latter may cause however a good deal of trouble and especially at the high situated localities, where the time of exposure is long, they often make it impossible to determine the age of the cockles. When no such difficulties occur, a cockle showing one growth ring is in its second summer, with two rings in its third, with three rings in its fourth, etc. (compare fig. 2).

Determination of grainsize and amount of organic material in the bottom

As the grainsize of the sand in an area like the one under consideration depends for a good deal on the mean current velocity and as the latter, as well as the structure of the substratum singly may influence growth and density of population, grainsize determinations of the bottom-sand were considered important.

The Zoological Station for these grainsize determinations makes use of VAN VEEN's sedimentation meter, which has been designed by Dr. VAN VEEN for the researches of the "Studiedienst van de Rijkswaterstaat" (see VAN VEEN, 1936, p. 165-167) and allows of accurate grainsize determinations of sand samples in a very short time. It consists of a long zinc-pipe, conical at its lower end and passing here into a glass tube which at its lower end is closed by a cork. The length of the whole pipe is ± 2 m, the diameter ± 1 dm, the length of the glass tube ± 3 dm, diam. ± 2 cm. The apparatus is filled with seawater, and bottomsamples, always as far as possible of the same volume, are shaken out into it at the upper end. The sinking sand accumulates in the glass-tube on the cork. On a sheet of graphical paper behind the tube, the height of the sandcolumn is

noted every 15 sec. after throwing the sand into the apparatus. This is continued for 300 sec. Through the kindness of Dr. VAN VEEN the Zoological Station had access to the table giving the relation between grainsize and sedimentation time of sandgrains before this table, which forms the most valuable part of the apparatus, had been published.

To be able to judge the quantity of very light material in the bottom-samples, the sandcolumn formed after sedimentation of the sand in the apparatus was not removed at once, but only after 12 hours. There could be distinguished then in the column sedimented in the time after the first 300 sec. a lower part of very fine sand and clay and an upper part of a more flocky nature. The amount of this flocky material may be considered an average measure for the quantity of detritus (see p. 182). Since *Cardium* is not able to collect its food from the bottom, as *Scrobicularia* and *Macoma*, it is dependent upon the suspended organic matter in the water and my opinion was that it must have little food at places where, through lack of flow, the flocky material settles, so that there might be some relation between growth and the quantity of flocky material in the bottom.

The samples were collected from the upper 3 cm of the bottom and preserved against development of microorganisms by adding carbolic acid, if they were to be preserved for longer than one week. Before bringing them into the sedimentation apparatus, they were thoroughly mixed. Part of the sample was then measured in a cup, in which the material was slightly pressed together, to remove as much water as possible. The contents of the cup were then stirred up again in a glass of water and thrown into the apparatus. Two determinations were made of each sample and the curves (see p. 173) drawn through the averages. To spare time the quantity of flocky material, however, was measured only once.

Time of submersion

Another factor to which attention was paid was the time of submersion of the different parts of the flat. It was determined by controlling the rising and falling water and noting its margin nearly every half hour in relation to the concrete poles. Such observations were collected on three different days, both for the rising and falling tide, and the mean values for the duration of submersion near each concrete pole calculated. Curve IV

TABLE I

Cockles with 3, 4 and more winterrings have been taken together, if their numbers were very small or if they were difficultly to distinguish from each other; see the lines with (+4). Concerning "o?" see note on p. 170.

fig. 7 gives the mean time of submersion near each pole so obtained, whereas fig. 9 and 10 demonstrate the way in which the water retires from and overflows the flats (see also p. 173).

OBSERVATIONS

A. Zuidwal

All the data concerning density of population and growth are given in table I. This table has been partly mapped out in fig. 3-6. The black points in these figures represent the concrete poles. The figure placed above these points denote the number of cockles per m² found near that pole. The figures placed below these black points denote the mean length for the cockles of the different yearclasses near that pole. All measures given in table I relate to the length of wintering 1936-1937 and not to the greatest possible length of the shell. The differences in length, due to measuring in different months of the summer season, have therefore no influence on the figures for mean length.

Table II shows the numbers of individuals of a given measure of each yearclass, as found in the samples near each pole. So, table I has been partly calculated from table II.

Density of population

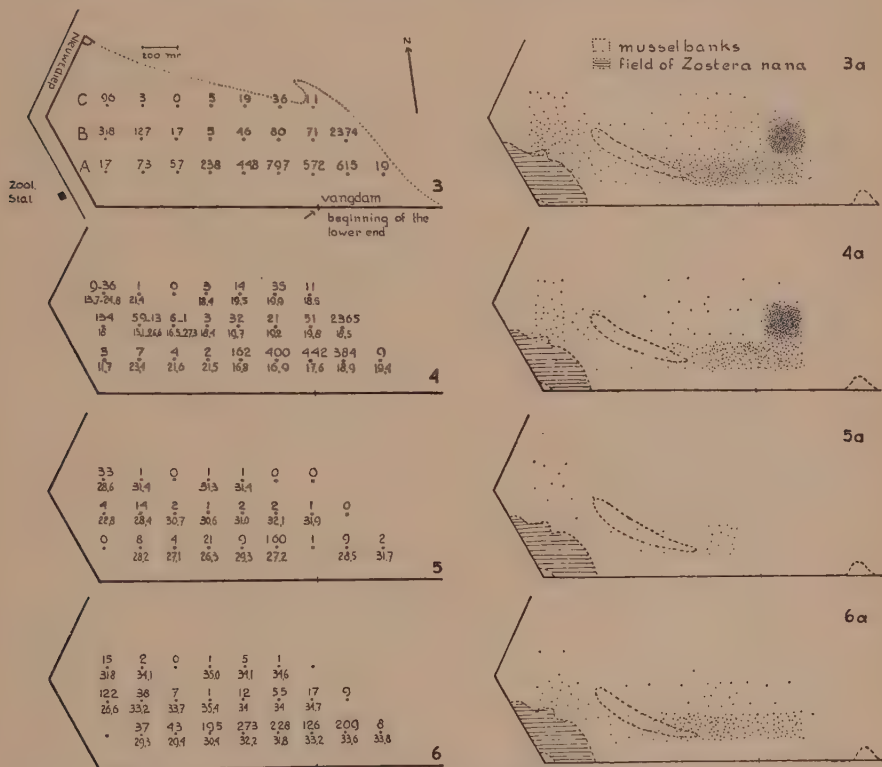
We see from table I and fig. 3 that the points A 4, A 5, A 6, A 7, A 8, B 1 and B 8 are most densely populated. A favourable zone seems to run across the sands including the poles A 6, B 6, and C 6, for these poles have, apart from the great numbers near B 1 and B 8, the highest numbers of resp. the A, B and C row. Further it is evident that C 3 is populated thinnest, that decreasing densities are shown to the periphery of the sands, but that also the highest situated localities have a thin population.

If we pay attention to the different yeargroups which together form these total numbers, it is striking that especially two yearclasses form these numbers, namely those of the years 1936, (without a ring) and 1934 (with 2 rings). See fig. 6 and fig. 4. Yeargroup 1935, on the other hand, is much less numerous and is everywhere present in small numbers, only A 4, A 6, B 2 and C 1 having a population of this group worth mentioning. See fig. 5.

Thus, 1935 was a bad cockle year, at least on the Zuidwal. 1934 must have been an especially good year for Cardium, the more so, since, in the course of time, many individuals of

this yearclass will have died. The yeargroups 1933 and '32 are represented almost everywhere, but in small numbers. It is often impossible to distinguish them from each other.

In table I, on the lines marked with a "?" in the first column, the number of cockles of which it was impossible to ascertain the exact number of winterrings (this being very irregular) is given. The percentage of these individuals decreases from the the higher to the lower parts of the flats; for this reason the



[illegible]

[illegible]

TABLE II c

	C 1				C 2			C 4			C 5				C 6			C 7		number of rings
length in mm	0	I	I	2	3 ? 4	0	I	2	0	I	2	0	I	2	?	0	I	2	0	2
5																× 2				
6																				
7																				
8																				
9	2																			
10	2																			
11	7																		I	
12	2																			
13	4																			
14	3											I				2		I		
15	3											I				2		2		
16	I											2				12		7		
17	3					2			6			7				10		10		
18	5					4			8			19				52		13		
19	I					3			6			38				80		6		
20		I	I		I	I			2			34				98		14		
21		4				5			2			17				50		6		
22		7										12				39		4		
23		14	2			I						3				20		I		
24		18	I													2				
25		41	5		I	I														
26		24	6			I														
27		16	18	I		4														
28		5	28	3		I														
29			19	2	I							I		I						
30		2	25	9	I		I		I			2				I				
31			12	7		4	I		I	I		2	5							
32			8	8		3	2		0			5								
33			I	14	2		3		I	I		2	6	I			2			
34				3	2		7						8				3			
35				2			9			2		10					3			
36				4	I		12		3			4					3			
37				I			9		2			4								
38					I		2					I							I	
39												2								
40					I															
41								I												
42																			I	
43																				

× 2 at the top of a column means that only half these numbers were really measured (see page 170).

The cockles with 3, 4 and more winterrings have been brought in one column, if their numbers were very small or if it was difficult to distinguish them.

"I" indicates the columns of cockles with one very small ring.

age even of the majority of cockles could not be determined. Further it is evident that those places with many cockles of 1934 have also many cockles of 1936. Exceptions are A 4 with

many '34 and almost no '36 cockles and especially B 8 with an enormous number of animals born in 1936 and almost no '34 spat.

The scarcity of the yeargroup '36 near A 4 may be due to the extension of the area with musselbanks during the last years. The spatfall of '37 too was a slight one at this place (see p. 176).

We may conclude then that, with regard to the density of cockles, some parts of the flats are in all probability more favourable to *Cardium* than others.

Average sizes

Before discussing the mean values for length of the different yearclasses given in table I and fig. 3-6, the following general remarks about growth should be made.

When we want to draw conclusions about the mean length of the shell of a given yearclass in relation to the conditions of life at the place where it was collected, only the older yearclasses are useful. If the time of settling of the majority of the spat is not the same for the different parts of the flats, this will be expressed in local differences in the mean sizes, especially of the younger animals. The older the latter grow, however, the more this difference in length, due to a different time of settling of the spat, will give place to a difference in length caused by differences in local conditions. This may be shown by the observation of ORTON (1927), who found that the early and the late spat of 1919 during its first winter showed a difference in length of 4.9 mm whereas summer 1921 it had diminished to 0.2 mm.

When now we examine the figures for mean length of the different yearclasses, we must omit those for the classes 1932 and 1933, as they are represented in too slight a number to be of any value in this respect. Besides, they are not always clearly distinguishable.

Looking at the length of yearclass 1934, which is the most numerous of the older yeargroups, it is obvious that the smallest average lengths are found on the higher part of the flat. This holds for all three rows of poles, especially for the animals near A 2, A 3, A 4, B 1, B 2 and C 1. A regular increase in length from West to East is especially striking in the A row (fig. 7 graph V). Further the animals along the A row are smaller than those along the B and C row. There is, however, a middle zone (poles

A 5, B 4, C 4) with animals which are bigger than those east and west of them.

The animals of 1935 are less valuable in this respect, as they are less numerous and, moreover, settled more recently. In this yeargroup too, however, the smaller cockles occur on the higher part of the flat, and the average length of the cockles along the A row is smaller than that along the B and C rows.

The yearclass 1936, representing animals of only one year old, is still less valuable in this respect, notwithstanding its numerousness. If we leave out of account, however, both the high average lengths of A 2, A 3, A 4 and B 1 and the mean values given for C 1, B 2 and B 3 as mentioned in the second places below the black points in fig. 4 we may state the same increase in length from high to low situated localities.

So it is shown—most convincingly in yearclass 1934—that the length of *Cardium* is very different on different parts of the flats and for reasons mentioned above this cannot be due to the time of settling of the spat. It is obvious that more or less favourable conditions of growth are the cause of these differences.

When we finally compare density of population and mean size of the shell, it is evident that the localities with best growth need not be the most densely populated ones. When leaving out of account the cockles near B 8, we find the greatest densities along the A row and the largest average sizes along the B and C row.

When examining the youngest yeargroup and when taking into consideration the unfavourable growth conditions on this part of the flat, it attracts attention that the mean length of the cockles near A 2, A 3, A 4 and B 1 is extremely high. Further table II shows, that the columns giving the numbers for length of the o groups of C 1, B 2 and B 3 are all very long in comparison with the o group columns for the other poles. This great length of the B 2 and B 3 columns is due to lengthening of the columns in the range of high sizes and in the C 1 column in the range of low sizes. When I closely examined the larger individuals of the o groups of these places, I found that the majority had a small ring close the top. This ring measured maximally 8 mm, but it generally was smaller and often partly worn away.¹⁾

So, in the group of individuals with no wintering we apparently can distinguish a group of larger individuals with often a very small ring, embodying about $\frac{1}{6}$ of the o group population of B 2, $\frac{1}{6}$ of B 3, $\frac{4}{5}$ of the o group of C 1 and the entire o group of A 2, A 3, A 4 and B 1.

¹⁾ In table II the cockles with this small ring are brought in a special column, marked with: I. The numbers given in the lines marked with "o?" in table I, however, enclose also the individuals of this size group, on the shells of which no rings were visible.

There are two reasons to suppose that this group does not belong to the 1936 spat, but that it represents a very late spat of 1935: 1. The average length of our group of large individuals, at the place with its most favourable growth conditions (at B 3), nearly corresponds with the maximum length of the o group as given by ORTON (1927). This place, B 3, is, however, judging from the length figures for yearclass 1934, rather unfavourable for growth when compared with other parts of the Zuidwal and much less favourable for growth than the localities where ORTON found his maximal growth. This excludes the possibility of this being 1936 spat (see also p. 176). 2. STEPHEN (1930) mentions that on the Hunterston Sands the small cockles appeared in the beginning of August and that they reached a winterlength of 6 mm. The first wintering was faint and not clearly visible, the first well marked ring being the second wintering. This is in accordance with our case. See also p. 000.

Grainsize of the sand and amount of "flocky material" in the substratum

As was already stated under Methods, grainsize determinations of the sand together with determinations of the amount of flocky material present in the surface layer, were considered important, especially because of their dependence on current velocities. And the current velocity is an indirect measure for the quantity of food. The results of these determinations are given in the curves I and II of fig. 7.

Curve I gives the height of the sand column which settled within 120 sec. Within this time material with a grainsize of $126\ \mu$ sinks. The percentages to the right denote the quantity of sand of more than $126\ \mu$ in relation to the total quantity of the sample. Each point of the curve relates to a sample of surface sand near each of the concrete poles. The three curves, from left to right, represent the determinations along the A, B and C row of poles respectively. Thus, the sample taken near pole 7 of the A row contains about 50 % of sand coarser than $126\ \mu$ and the sample taken near pole 3 of the C row about 58 % of it. The higher the curve the more sand coarser than $126\ \mu$ is present. An exact image of the grainsize of a given sample would be furnished by giving the same curves for other periods of sinking, i.e. grainsize fractions. Fig. 8 represents these curves for the samples along the B row. Those for the samples of row A and C are not given, however, for reasons of economy. It is evident that the total length of the column of each sample would amount to about 16 cm if the samples were sand only, though in consequence of the loose sedimentation of flocky material the length of the column is generally longer. So we may consider

1,6 cm of the column in the glass tube of the sedimentation apparatus as equivalent to about 10 vol.% of the samples. Thus, fig. 8 gives the percentage of each grainsize fraction in relation to the total volume for all samples of the B row.

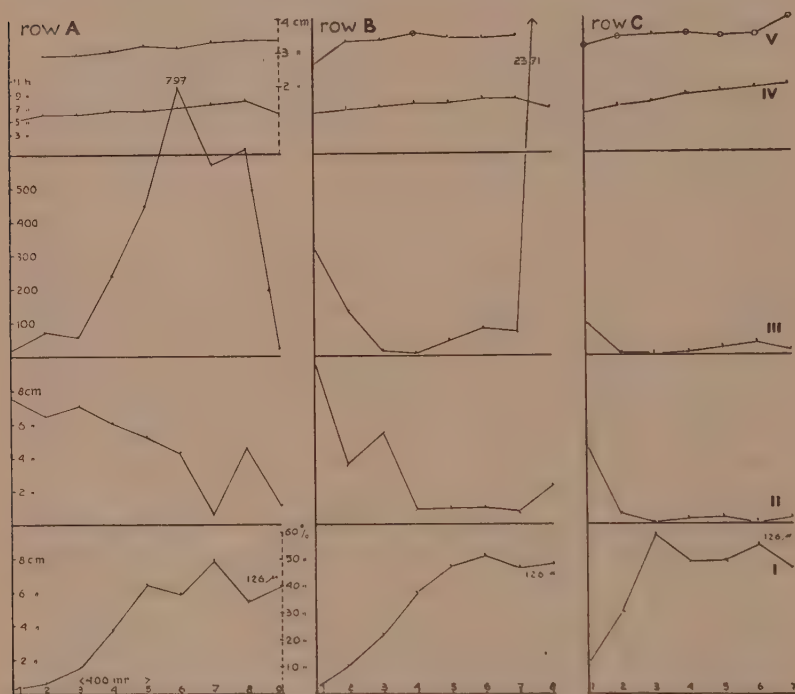


Fig. 7. The data of the Zuidwal taken together in graphs.

Curves I: grainsizes.

„ II: quantities of flocky material.

„ III: total density of population per sq. meter.

„ IV: times of submersion in hours per tide.

„ V: average sizes of the yearclass 1934. The averages from less than 90 individuals are surrounded.

Curve II of fig. 7 represents the quantity of flocky material, expressed in heights of the column in the glass tube of the sedimentation apparatus.

It follows from curves I and II that an inverse relation exists between the coarseness of the sand and the quantity of flocky material. It is further clear that the western higher part of the flat (with the poles with low number) has much finer sand and

much more flocky material than the eastern lower part and that the sand becomes coarser and poorer in flocky material when we walk from the A to the B and C row. Therefore, the coarseness of the sand increases towards the northeast, i.e. the part from where the rising water comes when overflowing the flat. Only near B 8 the quantity of flocky material is found to be somewhat greater, this probably being due to the remains of dead cockles, *Entero-morpha*, *Ulva* and other algae which always settle on a dense cockle field. For it should be remembered that the field of 1936-cockles is found here. Also A 8 has more flocky material and finer sand, the reason of which is not very clear.

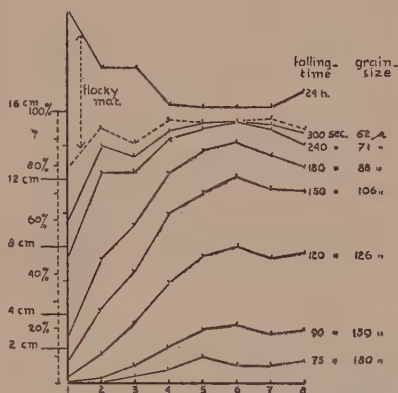


Fig. 8. Complete curves of all grainsize fractions in row B.

From all the foregoing it may be concluded that the strong currents over the low eastern and northeastern part of the flat must transport much more flocky material than the weak currents over the high western part, which lay their light material down. The result must be that the cockles on the eastern part of the flat are passed by large quantities of suspended matter, whereas the cockles on the western part are covered by a layer of this material which, when sucked up around the siphon-openings of a cockle, will be supplied only slowly or not at all. And as the amount of this material may be considered an average measure for the quantity of organic matter, the cockles on the eastern part of the flat must have much more food at their disposal than those on the western part.

Time of submersion

The duration of submersion expressed in hours per tide is given in the curves IV of fig. 7. The numbers which served to determine the curves are of course no absolute mean values, as it was impossible to take all weather conditions into consideration. They are sufficient, however, for our purpose. Fig. 9 and 10 give some idea of the way in which the water overflows the flat

and retires from it. It follows from these observations that the way of rising of the water differs from the way of retiring in that its margin in the first case is more distinct and straight and that heights and lower places on the flat are less clearly visible. West of the line of musselbanks there is apparently a higher bank and also between A 4 and A 9 some banks are shown.

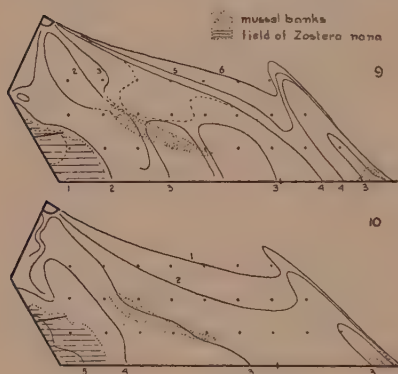


Fig. 9. Falling tide May 23, 1937.

1	water-line at	8 h. 30
2	" "	9 h. 15
3	" "	9 h. 45
4	" "	10 h. 30
5	" "	11 h. —
6	" "	11 h. 45

Fig. 10. Rising tide on May 21, 1937.

1	water-line at	11 h. —
2	" "	11 h. 30
3	" "	12 h. —
4	" "	12 h. 30
5	" "	13 h. —

Displacements of Cardium

In drawing conclusions from the observations made so far, it is of much importance to know for certain whether displacements of *Cardium* either active or passive, after the animals have buried themselves, play a part or not.

ORTON (1927) states that the cockles in his experimental box hardly changed their places. Two or three individuals excepted he found them back, after a month, at the place where he put them. THAMDRUP (1935 p. 32), by controlling artificial accumulations, showed that they practically did not displace. In paddling over the submerged flats, I very seldom saw cockles with a creeping track behind them and this was never longer than half a meter. So we may safely exclude active displacements as a factor in the distributions of adult *Cardium*.

To gather some data about passive displacements I cleared 3 squares of 4 m², situated in different parts of the flats, from cockles, and controlled the increase of the population within these squares. Besides, these squares might give some answer to the question of what influence the population already present in the ground might have on the settling of the new spat. The squares in question were situated near the poles A 6, B 1 and

B 8 and were cleared between May 22nd and June 5th, 1937. The following table shows the increase of the population.

TABLE III

A 6 within-outside the square				B 1 within-outside the square				B 8 within-outside the square			
July 19	10		140	June 21	1	75		June 20	19		450
Sept. 26	13		134	July 13	1	58		July 6	20		250
				Sept. 23	3	64		Sept. 23	24		310
				Aug. 4 '38	11	50					

The numbers are given per $\frac{1}{4}$ m² and they represent the averages from two countings. The samples were always taken in the middle of the squares and after counting them the cockles were put back again at their places.

The table shows a slight increase in the number of cockles during the period of observation. Especially the last observation at B 1, which was made in Aug. 1938, so after more than a year, shows that there is little displacement. Why, at A 6 and especially B 8 the numbers increased so rapidly just in the first weeks after clearing, I am unable to explain, but the possibility exists that some of the cockles dug out and scattered at a distance of about 5 meters round the squares, were not able to bury themselves and were washed to the square later on.

From these observations it is evident that both any large active and passive displacements may be nullified, at least under normal weather conditions. From cockle fishers I was informed that storms may destroy entire cockle beds and that often the cockles of these beds, still alive, are found on the border of or in the creek along the flat.

Spatfall 1937

The first young cockles on the flat, none longer than 1–2 mm, were observed on June 17th. The first spat must therefore have settled in the beginning of June. THAMDRUP (1935) mentions the same date for the settling of cockle spat on Skalling Peninsula, Denmark.

On June 19th, 20th, and 21st the distribution was ascertained over the whole flat. At all stations twice $\frac{1}{4}$ m² were passed through a 1 mm sieve. The result is given in fig. 11. The same was done on July 4th–19th, see the figures above the black points denoting the poles in fig. 12. At that time the numbers had so

much increased that it was not possible to complete the work in as short a time as in June and the stations can therefore

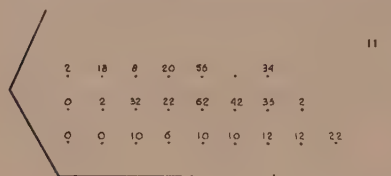


Fig. 11. Distribution of the spat on June 19-21, 1937. Numbers per m^2 .

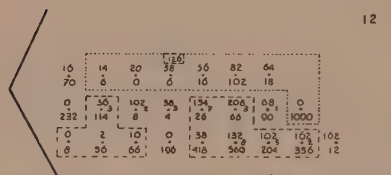


Fig. 12. Distribution of the spat on July 4-19, 1937. Numbers per m^2 . The lower numbers represent the density of population of the older yearclasses.

no longer be compared without taking this fact into account. The following stations are assumed to be comparable, see fig. 12:

C 2 up to and including C 7 and B 8, collected July 4-6.

B 1, 3, 4, 7, A 4, 9 and C 1 collected July 11-13.

A 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, B 2, 5, 6, and C 4, collected July 17-19.

On July 4th C 4 gave 38, on July 29th 126 individuals per m^2 . This latter fact sufficiently demonstrates the rapid increase during July and the incomparability of the numbers collected at different dates. The above mentioned groups of stations are surrounded by broken lines in fig. 12.

Fig. 12 shows that the spatfall was thinnest near A 1, 2, 3, 4, B 1, C 1 and B 8. A comparison of the figures for the first and second survey further shows that a place with little or much spatfall in June need not have a similar spatfall in July. See especially C 1, B 2 and A 4. Taking it roughly we may state, however, that A 1-4, B 1-2, C 1 and probably C 2 and further B 8 were unfavourable to spatfall in 1937. Excluding B 8 these localities are just those reached latest by the rising tide. See fig. 10.

As the density of population of the older yearclasses could easily be ascertained together with that of the spat population, the numbers for these older cockles were also determined. They are the numbers per m^2 calculated from the averages from twice $\frac{1}{4} m^2$ and are given in fig. 12 below the black points denoting the concrete poles. A comparison with fig. 3 shows that since April everywhere on the flat the population has decreased, except, however, at B 7, C 6 and C 7 where some

increase has taken place. Possibly also C 2 and 4 have reached a slightly higher density. I am inclined to assume that this increase of cockles near B 7, C 6 and C 7 may be ascribed to a passive displacement of cockles from the dense centre B 8. The individuals which have been forced out to the surface, in consequence of growth of their neighbours, may have been carried on by the current and brought to less densely populated places. I also observed herring gulls putting rows of *Cardium* on the sand after having picked them up from under the surface. These individuals too are at the mercy of currents if they do not bury themselves before the water reaches them. An argument against such a displacement from B 8 to B 7, B 6 and C 7 is given however by the observation of KUENEN (still to be published) according to which all mussels (*Mytilus edulis*) he laid out on the eastern part of the Zuidwal flat were carried away in the direction of the Vangdam, apparently because the flood current has more transporting power than the ebb current. The cockles in question, however, should have been transported by the ebb current.

The most important conclusion to be drawn from the figures 11 and 12 is the occurrence of a large quantity of spat at other places than those which have the densest population of older yearclasses. We find the older cockles especially near A 4, 5, 6, 7, 8, B 1, 2 and 8; the spat, on the contrary, at A 6, 7, 8, 9, B 5, 6, 7, and probably C 4, 5, 6, 7, so that the zone of greatest spatfall is found lower in tidemarks than the zone with a dense population of older cockles.

There are two possibilities to explain this. First it is possible that the population already present affects settlement of the spat in an unfavourable way. In the second place a greater destruction of the young cockles after settling may occur at the lower than at the higher parts of the flat, with the result that at the higher parts a greater number may grow up.

As to the first possibility, it is of interest that the cleared squares mentioned before (see p. 175) were partly populated by a number of young cockles, but not by a larger number than the sand immediately around them. Table IV gives the numbers per $\frac{1}{4}$ m². Judging from these figures it is not probable that the density of population of the older cockles has much (if any) influence on the settling of spat.

As to the second possibility we know that the spat near C 4 has largely increased in number between July 4th and 20th

TABLE IV

A 6			B 1			B 8		
within-outside the square			within-outside the square			within-outside the square		
June 20	2	2	June 21	0	0	June 20	0	0
July 20	39	33	July 10	0	0	July 6	1	0
Sept. 26	4	3	Sept. 23	0	0	Sept. 23	0	0

(from 38 to 126 individuals per m^2) and fig. 12 makes it possible that such an increase has taken place at many places. The size of the young cockles found on July 20th, however, was so small that apparently very few of the cockles found in June have remained, so that most of the earlier spat must have died. In fig. 12 the figures to the right of some of the poles denoting the concrete poles represent the number of young ones per m^2 greater than 2 mm. This number may be considered as the rest of the population found in June. All the other spat of June must therefore have been destroyed or at least have disappeared. It further follows from table IV that on Sept. 26th only about 10 % of the population found near A 6 in July was left. And though B 6 in July gave 208 specimens per m^2 I did not find any young cockles in September.

These observations may show that a great deal of the spat after settling disappears, so that the reason why the zone with dense population of older cockles is not the same as the zone with greatest spatfall, must be due to the second possibility mentioned above. The unfavourable conditions, which are the cause of this disappearance, will be dealt with further on (see p. 185).

B. "Achteruit"

With the assistance of 7 students in biology on May 26th, 1937, some data were collected on a bank southeast of the harbour of Den Helder (II, fig. 1). The fishermen call the shallow basin where this bank lies: "Achteruit". The results are given in table V and fig. 13.

Across the bank, along a line perpendicular on its greatest length, samples of cockles and sand were collected every 25 m, the cockles generally from 2 m^2 . The sand was used for grainsize determinations. Further at three places current velocities were determined. The maximum velocities of the ebb current are given in fig. 13, above the curves.

It is clear from curve II that the cockles are most numerous at station 3, not far from the border of the bank, that their numbers gradually decrease between here and the highest part of the bank and that there is an increase along the other border.

It further follows from table V that the cockles almost entirely belong to

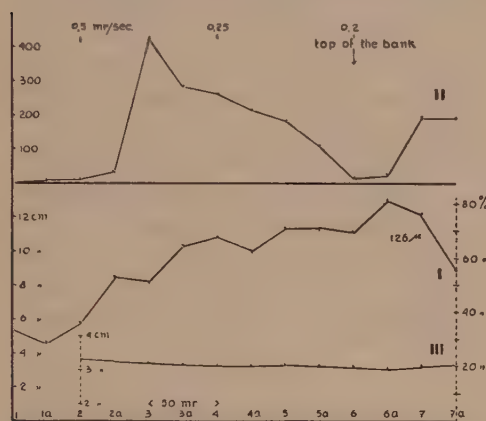


Fig. 13. The data of the bank of Achteruit. Curve I: grainsizes.

„ II: number of cockles per sq. meter.

„ III: average sizes of the yearclass 1934. The numbers in the top of the figure represent the maximum current velocities at 3 stations, measured during the falling tide.

yearclass 1934, for a very small part to yearclass 1936, whereas yearclass 1935 is of hardly any importance. Yearclass 1936 is proportionally not nearly so numerous as on the Zuidwal.

As to the size of the animals, we find the smallest average length near station 6a, at about the highest part of the bank. This tallies with the observation on the Zuidwal where

TABLE V

number of rings	station	mean size	number p/m ² per yearclass	total number p/m ²
0	1			0,75
0	1a		1	4
1			0,5	
2			2	
3			1	
0	2	22,2	6	9
1		30,5*	0,5	
2		32,7	2	
3		36	1	
0	2a	22,5	9	32
1				
2		32,1	21	
0	3	22,8	54	425
1		28,4*	7	
2		32,2	364	
0	3a	22,8	37	284
1		30,2*	8	
2		31,7	239	
0	4	21,3	22	268
1		29,6*	8	
2		31,1	238	
0	4a	21,7	28	213
1		28,8*	6	
2		31,2	179	
0	5	21,4	25	185
1		29,0*	6	
2		31,4	153	
0	5a	21,1	33	107
1		29,5*	4	
2		31,1	70	
0	6	19,8	5	16
1		27,7*	2	
2		30,9	9	
0	6a	20,4*	5	24
1		27,3*	3	
2		30,2	16	
0	7	20,5*	4	190
1		29,0*	3	
2		31,0	183	
0	7a	21,0*	4	191
1			1	
2		31,4	186	

* less than 10 ind. measured.

also the smallest sizes were found on the highest parts. The largest animals are found on the border of the creek, along the low water line. At station 3, where the cockles are most numerous (425 per m^2), growth is reasonable and much better than at station 6, the highest part, where the number of cockles is very small.

Strange enough the coarsest sand (and indeed very coarse when compared with the Zuidwal) is found at the highest part of the bank where the maximum current velocity is much smaller than at station 1a where the sand is finest. The quantity of flocky material was not determined. In the shallow creek beyond station 7a the bottom grew very muddy. Station 4 was situated somewhat lower than stations 3 and 5; the rising water overflowed the bank with a tongue stretching in the direction of 4. The sand at station 4 contained somewhat more fine material than the localities at its left and right. The number of cockles at that station is intermediate between that of 3a and 4a.

The chief result from these observations is the regular decrease of the average length to the top of the bank, which, in all probability, must be due to the differences in time of submersion.

C. "Goeree"

On May 15th, '37, observations were made on a sandbank in the Grevelingen (between Goeree peninsula and the island of Schouwen-Duiveland), where the latter was crossed by the line joining the towers of the villages Goeree and Brouwershaven. The bank was separated from the dike by a shallow muddy creek. For data see fig. 14.

The largest number of cockles, about 140 per m^2 , were found near the top of the bank whereas the number was small along its sides. I had no opportunity to collect enough individuals to determine the average length and the yearclasses to which they belonged.

The sand was coarsest (but still very fine when compared with other places) along the outer border and finest along the inner border. The quantity of flocky material was highest near the top of the bank, where the cockles were most numerous and where the sand was finer than along the outer border, but not so fine as along the inner border.

The quantity of flocky material was determined in the common way. Moreover, the loss of weight on ignition of these bottom

Fig. 14.

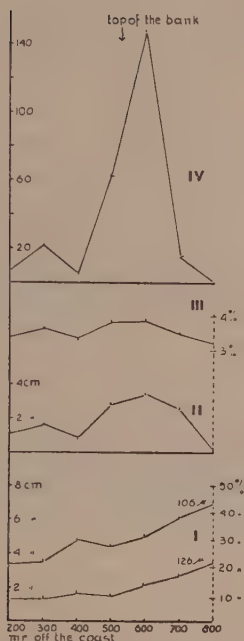


Fig. 14. The data of Goeree.

Curve I: grainsizes.

,, II: quantities of flocky material.

,, III: loss on ignition, in % of dry weight.

,, IV: numbers of cockles per sq. meter.

Fig. 15. The data of the "Staart van Schieringhals".

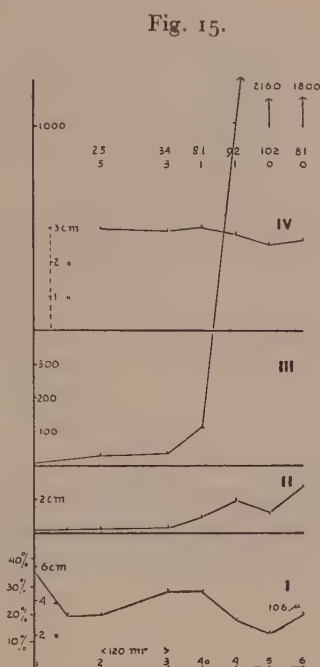
Curve I: grainsizes.

,, II: quantities of flocky material

,, III: numbers of cockles per sq meter

,, IV: average sizes of the yearclass 1936.

In the top of the figure the numbers are given from which the average sizes were determined. The lower numbers in this row represent the quantity of older individuals that was found among a quantity of ind. of yearclass '36 as represented in the upper numbers.



samples was determined, and expressed in percentages of its dry weight at 120° C (curve III, fig. 14)¹). It is clear from the curves that the loss of weight on ignition increases and de-

¹) The figures given for loss on ignition are averages from 2 determinations.

creases with the quantity of flocky material. Loss on ignition, as determined in this way, is more or less a measure for the quantity of organic matter present in the samples. We thus are allowed to conclude that a great quantity of flocky material means a high percentage of organic matter.

The relation between quantity of flocky material and loss on ignition cannot exactly be known here: first of all, because part of the flocky material may sink with the sand and this part may differ in different samples; secondly because the figure for loss on ignition, as determined by me, is an inexact measure for the quantity of organic matter present. It follows from more exact determinations, made at the Zoological Station, that the organic material amounts to no more than about half the total loss on ignition, the rest being due to loss of salt, water, etc.

D. "Staart van Schieringhals"

On September 3rd 1937, data were collected on a bank in the Waddensea between the islands of Vlieland and Griend where the channels Blauwe Slenk and Inschot join to form Vliestroom. The bank is called "Staart van Schieringhals" (III, fig. 1).

I chose the line from which to take the samples opposite the red buoy IN 2, nearly perpendicular on the direction of the low water line. This line ran across the middle of the clearly visible cockle patch on this sand bank. The results of the observations are given in fig. 15.

The number of cockles was small up to 240 m from the low water line of the Inschot. At 300 m from this line it increased to 100 per m², to become nearly 1000 at 360, and 2160 at 420 m, finally to fall to 1800 per m² at 480 m from the water's edge.

Where the cockles were lying densest, the bottom seemed paved. Cocklebanks as this may be distinguished from a great distance as a dark stretch. The dark colour is caused by the algae (*Enteromorpha*, *Cladophora* and other species), which find a solid hold on the cockle-pavement. The algae are chiefly attached to dead cockles. The coat of algae on this cockle bank was not homogeneous. There were numerous slightly elevated sand heights characterized by long strips of *Cladophora* stretched out over them. Between the heights were pools without algae. The *Cardium* density was much greater in the pools than beneath the algae. The pools further contained many shells of dead cockles, often in clusters with mussels (fig. 16).

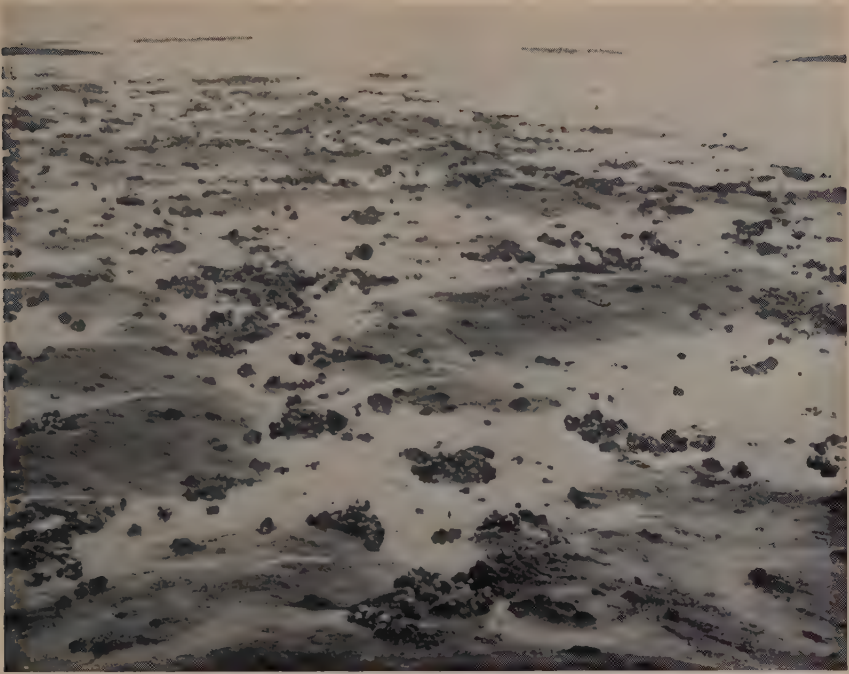


Fig. 16. The cockle bank at "Schieringhals".

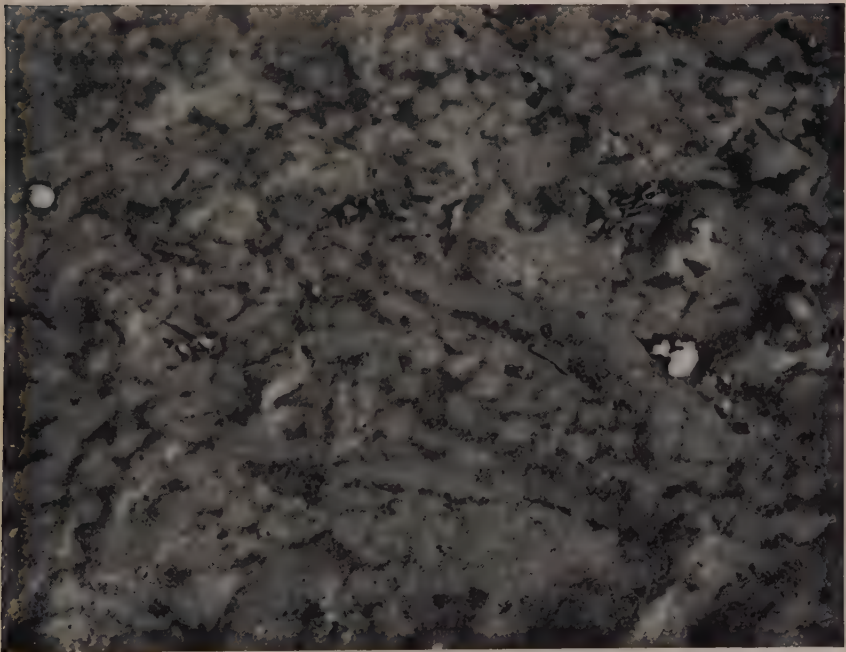


Fig. 17. Triangular gaps in the cover of diatoms.

Many little hillocks along the border of the cockle patch were covered with *Cladophora*. Their centre consisted of black mud and sand and some cockle shells (most double shells filled up with black mud) to which the algae were attached. I think the algae grew originally on living cockles. As they grew longer their current shadow accelerated sedimentation of sand and this as well as the pull of the algae might hinder the cockles in maintaining their normal position and prevent them from reaching the surface with their siphons so that they died. The centre of the hillocks, rich in organic matter and with a deficiency of oxygen, would then have become black by the formation of FeS.

It was originally at this cockle bank, that I observed the phenomenon described by HECHT and MATERN (1930). They found in the coat of diatooms covering the bottom triangular gaps, one above each cockle. They tried to explain these gaps by supposing *Cardium* to come partly above the sand surface during submersion. This is in contradiction however to my observations. While paddling in a canoe over the submerged sands of the Zuidwal, I could always clearly distinguish the siphon openings of *Cardium* on the bottom, but I never saw cockles projecting above the surface with part of their shells. I must add that I can offer no explanation which could take the place of the hypothesis of HECHT and MATERN. For photograph of the gaps mentioned at the Schieringhals-bank, see fig. 17.

The cockles belong almost entirely to the yearclass 1936. Their length amounts to nearly 30 mm at that part of the bank, where the number is small; but it abates as their number increases and reaches a minimum of 25 mm at the most densely populated places, to rise again somewhat at 480 m from the water's edge where the population was not so dense. The decrease of the average length is surely too great to be due only to differences in the time of submersion of the places in question. I therefore assume that food competition may have played a role (see p. 193).

As to the grainsize of the sand it is clear from fig. 15 curve I that the sand, as a whole, is very fine, that the coarsest sand is found along the border of the Inschot, that the grainsize is further very irregular, but that the finest sand is found at the highest part of the bank, where the cockles are most numerous.

The quantity of flocky material increases away from the Inschot except at station 5, where it is smaller than at 4 and 6. Dead cockles and remains of algae certainly affect this quantity and it is difficult to say whether the increase of flocky material is due to the cockles or the reverse, that it was there before settling of the cockle patch.

Another dense cockle bank, larger than the first, was found on the Staart van Schieringhals near the red buoy IN 1 of the Inschot.

This bank too was much overgrown by algae and in its centre it formed such a solid underground that a young musselbank had been able to establish itself. On account of bad weather, a trip made to sample this bank too went amiss.

So, in short, we have found here a cockle patch showing much resemblance to that of B 8 on the Zuidwal; differing, however, in that the average size of the cockles in the middle of the patch is much smaller than at the border, that the density is much greater and that, probably on account of this, there is a stronger growth of algae, and more cockles have been forced out to the surface.

Summer 1939 I again had the opportunity to visit the "Staart van Schieringhals". The two cockle banks were both transformed in high mussel banks elevating from estimated 75 cm to 1 m above the level of the sandflat. I could only visit the first patch. A rather high density of cockles was still found back at the outer side of the original patch on the side off from the Inschot. Except some spat, I found no cockles younger than those of 1936. Many of the mussels had been killed by the frost of the past winter and here and there heaps of shells had been washed together. A small bank of partly dead cockles and clusters of mussels was found at about 200 m from the first in northeastern direction and it had the appearance that a storm had carried them from the chief bank to there. The second bank, which again I could not visit and only saw from a great distance, was higher than the first and the mussels seemed, judging from the cormorants sitting on it, to rise as high as about one meter above the level of the sandflat.

E. Other localities

Aug. 12 and 13, 1937, some casual observations were made on the sand bank forming the west point of the island of Terschelling, called the "Noordvaarder". Two samples of sand were collected; one on a low sand ridge, the other in the valley between two such ridges. The sand was very coarse. Within the short time of 150 sec. it had fully settled in the grainsize apparatus. 80 % of the first and 60 % of the second sample was coarser than 160 μ . (falling time 90 sec.). The flocky material amounted to 0,2 cm in the first, to 3,4 cm in the second sample. The losses on ignition resp. were 0,65 and 1.00 %. At both places 24 great cockles occurred per m².

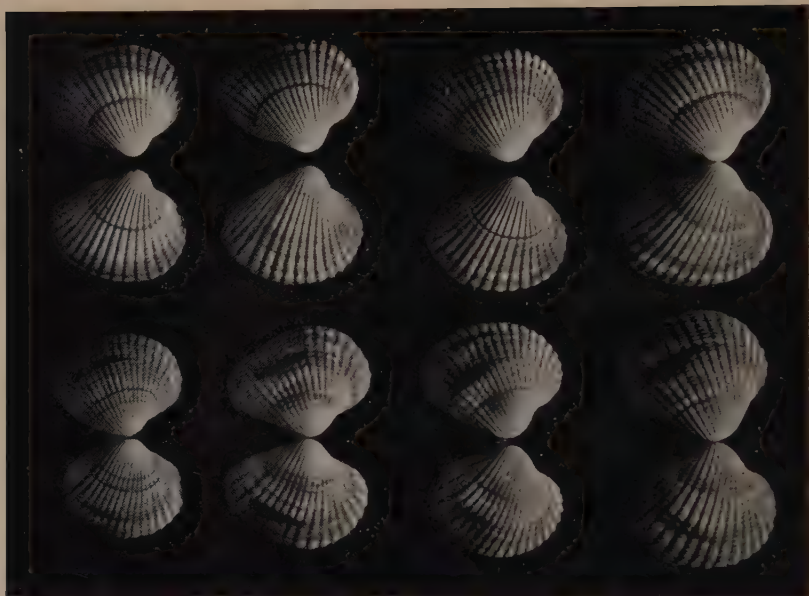


Fig. 18. The dented cockles of Vlieland. The upper two rows show normal shells (of which only the rightmost two form a pair of valves).



Fig. 19. Part of the *Lanice*-patch at station B 8, discovered in July '38.

On May 30th, 1937, I found a locality with very large cockles in coarse sand in the Noordgat (island of Texel). Density ca 600 per m².

On June 7th, 1937, a number of cockles was found in a sample taken about 4.5 m deep (low water) along the border of the Oude Vlie near black buoy SO 10. It consisted of cockles of yearclass 1936 and their density amounted to about 300 per m². The average length of the first wintering was 23.3, whereas the whole shell measured 27.2 mm. The sand was clean and rather fine.

Aug. 1939, I visited one of a number of very large cockle-banks situated south of the island of Vlieland, nearly opposite the harbour, at ca 1 km off the coast (VIII fig. 1). At one of the densest places I found about 1100 cockles of yearclass 1936 per sq. m with a mean length of about 35 mm. They were pressed so tightly against each other that most of the individuals had clearly dented shells (fig. 18). At the same place the spatfall of this year was very good. Besides about 1100 large cockles of 1936, I found, among the last, about 2500 spat of 10–15 mm per sq. m. So it is clearly shown that the population of older yearclasses cannot prevent a dense spatfall. As to the growing up however, the cockle fishers on whose ship I found hospitality, knew by experience that nothing would become of this spat, because of the dense population of older individuals. On the shells spread over the surface also many *Mytilus* spat had settled.

GENERAL CONSIDERATIONS AND CONCLUSIONS

It has been shown above that localities with a great spatfall need not be the same as those with many older cockles and further, that the occurrence of many older cockles need not accompany favourable growth. We must, therefore, separate broodfall well from presence of older cockles and the latter from good growth.

Spatfall

It has been shown that spatfall at that part of the Zuidwal flats which was investigated is not homogeneous. See page 178 and fig. 11 and 12. Little spat falls on the highest part which is submerged last by the rising tide, more falls on the lower part which is earlier and longest submerged.

The late and short submersion of the higher part, which has, moreover, a sheltered position, has the following consequences. The quantity of water flowing over this part is not much more than the quantity of water necessary to cover it and raise the water to the level of high tide. As the entire displacement of water above this part is a small one, current velocities (measured by KUENEN, observations not yet published) are small. This means that little plancton (*Cardium* spat included) is carried over this part. Further a great deal of the water must pass the musselbanks to reach this highest part and we may expect the filter capacity of the mussels to influence both plancton and detritus quantities being transported over them. We have, therefore, sufficient reasons to expect little spatfall on the higher part.

We have seen that it was difficult to say at exactly which part of the flats spatfall was greatest but that most of the spat settled on the lower part of the sand. Assuming a homogeneous distribution of spat in the flood water the quantity of spat brought to a certain place must depend on the depth and velocity of the water mass flowing over it. Both depth and velocity are greater on the lower than on the higher part of the flats so that we can expect more spat here. We know, however, that most of the spat once settled on the lower part disappeared afterwards. This must be due to the stronger currents there, which stir up the sand and carry the spat away. Thus, the currents influence the quantity of young cockles in two ways. A great water supply transports more larvae within a certain time than a small one and therefore more larvae will be able to settle, provided, however, that the current is not too strong for settling. The stronger the current the greater the quantity of larvae carried away. Too strong a current, may it be caused by spring tide or by storms, even if it occurs only once during a summer, will be decisive for an entire spat population. So there are two contradictory factors which bring about a certain equilibrium in the settling and remaining of the spat. At the lower part these factors—the favourable influence of the great watersupply, but also the noxious influence of more rapid currents—are both more important than at the higher parts. In autumn and winter there is no spatfall to replace the spat destroyed by the noxious current influence, so that at the higher, sheltered places more individuals will finally hold out than at the lower.

It would be wrong of course to suppose that the distribution

of spat could be explained by too great current velocities and too slight a water supply alone. It goes without saying that other factors may play an important rôle too. In the first place we do not know in how far such factors as chemical composition of the water, light, temperature and bottom structure influence settling of the spat. In the second place the distribution of spat on the flats may be due to an inhomogeneous distribution of spat in the water.

We know from experiments by WILSON (1934 and 1937) that metamorphosis of *Scolecoplepis* and *Notomastus* larvae is delayed if they are grown in clean glasses or over a bottom of gravel when compared with cultures in glasses with a sand bottom. WILSON draws attention to many species of larvae, e.g. the veliger larvae of molluscs studied by miss MARY LEBOUR, being able to swim about as well as to creep during a short time. NELSON (1921) found that the larvae of *Ostrea virginica* sank to the bottom with the falling—and rose again with the rising tide. All this means that the larvae may have a certain freedom to settle at favourable and to avoid unfavourable places. Some possible influence on the settling of spat from the population already present has been discussed (page 000 and page 000) in connection with the observations on the cleared squares and on the flats behind Vlieland.

Very interesting in the question of settling conditions of the larvae of molluscs are the investigations of PRYTHERCH (1934) who discovered the important rôle of copper in the setting and metamorphosis of the larvae of *Ostrea virginica*.

Extra attention should be paid to the very dense populations of *Cardium*, almost entirely consisting of animals of one yearclass, near B 8 at the Zuidwal, at the "Staart van Schieringhals" and south of the island of Vlieland. A few other instances of such banks are mentioned in literature. The densest populated one has been described by WOHLBERG (1937) for the Uthörner Watt at Sylt, with 39000 young cockles per m² in July, 14000 in Aug., 4300 in Dec. '34 and 800 in May 1936. Attention should be drawn to the fact that this dense population belonged to the yearclass 1934, which was so numerous near Den Helder too.

The occurrence of such patches is not limited to *Cardium edule* alone. DAVIS (1923) and HAGMEIER (1930) mentioned them for *Spisula subtruncata* at the Doggersbank and at the East-

Frisian coast. Those at Doggersbank extended over areas of hundreds of square miles, those at the coast of East-Friesland were small and quite local. Both DAVIS and HAGMEIER suppose that these patches result from swarms of ripe spat, originating from densely populated banks at other places where more or less simultaneous spawning of mature individuals may have taken place. DAVIS tries to explain the situation of patches of young *Spisula* from the situation of patches of older ones in relation to the direction of the currents on the Dogger. It is known from counting of oyster larvae (e.g. NELSON 1921, KÄNDLER 1928) that concentrations of no less than 250 larvae per liter water occur. Such a concentration would be more than sufficient to form as populous a cocklebank as was observed by WOHLBERG, in a layer of water of only 2 dm.

Though, therefore, such *Spisula* banks may be formed as a result of patches of larvae being transported from the spawning ground of *Spisula* to other places, I do not think that dense cockle banks in the Waddensea are formed in the same way. A concentration of larvae in the water, so dense as to form such a bank, might certainly be expected to occur over flats with mature cockles soon after spawning. The water movements to and fro in the Waddensea are of such magnitude, however, that it appears excluded that such swarms of larvae would keep together. According to ORTON (1927) the larvae, before settling, pass through a free swimming stage lasting from 14 days to one month. During this time in a basin like the Waddensea a constant mixing of different water masses occurs and the larvae are probably transported hither and thither and scattered over a wide area by the currents. If we assume, however, that the larvae would accumulate (a possibility suggested to me by Dr. VERWEY on the border lines between water masses of different temperature or salinity, large numbers could be present along very narrow stretches. The border lines between such water masses often run for long distances along the borders of creeks or along the edges of flats and the chance that these lines move over favourable areas and thus cause heavy broodfall there cannot be very small. On the other hand the more or less casual way in which these accumulations would be formed would lower the chance that certain localities are favoured regularly and this would declare why these dense patches consist of one single yearclass only. So we might expect these brood patches especially along

channels and creeks. And, indeed, all the very dense patches I met with and those described by WRIGHT (1926, map on p.1) too were situated at places close to strong tidal currents.

The formation of such patches is not restricted to molluscs alone. July 1938 I found the cockle bank between B 8 and A 9 exceedingly crowded with the sand tubes of *Lanice conchilega* (see fig. 19), though summer 1937 only a few specimens of this species were present there. Aug. 1939 both the cockles and the worms near B 8 were found to be dead in consequence of severe frost in the last winter. Now, the shells of the dead cockles and especially the tops of the tubes of the worms offered a solid hold to numerous *Mytilus* spat and it seemed that they made it possible for a *Mytilus* bank to grow at this part of the flat where *Mytilus* was never able to get hold. *Mya* spat too was present in great quantities as well as *Cardium* brood.

From various observations and informations I came to the conclusion that 1939 was, in spite of the high rate of death of *Mytilus* and *Cardium* because of severe frost, a very good spat year both for *Mytilus*, *Mya* and *Cardium*.

Growing up

It has been shown (fig. 11 and 12 and page 177) that, generally speaking, there is little agreement between spatfall and the number of full grown cockles, so that locally there must be a large decrease of brood. It goes without saying that this decrease is far from constant and that it must be due to different factors.

As a starting point, we may expect that the cockles which have settled on the high part of the Zuidwal flats where the time of submersion is short suffer most from bad conditions as they are lying dry for a long time, get little food and are longest exposed to high and low temperatures. High and low salt concentrations caused by evaporation or rain may also be of bad influence. It has already been stated that the number of cockles with irregular growth rings is much greater there than at the lower part. Near A 1 their number is so great that the age of the majority of them could not be determined (table I). Further I suppose that the occurrence of much *Arenicola*, on the higher parts of the flats is not without effect on the *Cardium* population. How easily may the young get into the funnel shaped

openings of the *Arenicola* holes or be buried by the sand brought up by these worms.

For as far the low part of the Zuidwal, it was shown in fig. 3 that the number of older cockles along the C row is very small. It is not probable that the duration of submersion, which might be too long, has something to do with this thin population, for in the former Zuiderzee *Cardium* was quite numerous at many places which were never exposed (HAVINGA, 1922). It is more reasonable to suppose that the cause of this fact lies in the stronger currents over this part of the flats. They stir up the bottom layer, witness the cleanness of the sand and the presence of ripple marks, and thus carry the spat away. The grainsize curves of fig. 7 show that C 3 has the coarsest sand and the smallest quantity of flocky material of all Zuidwal samples investigated. This may indicate strong currents. It is certainly not accidental that this station has the thinnest *Cardium* population too.

Another reason for local decrease of young cockles can be found in too great local densities. If we follow the decrease of older cockles (of one year old and older) taking place between April and July (compare fig. 3 with the numbers in fig. 12 under the black points) it will be evident that only near A 7 and B 8 the decrease amounted to more than 50 %. It reached 50 or almost 50 % near A 1 and A 8, of which A 1 is of little importance because of the small quantity of cockles present. Everywhere else the decrease was less. Whereas the density of population can give no explanation for the high decrease of A 7 and A 8 it certainly played a rôle near B 8.

Probably the decrease at A 7 and A 8 is due to quite another factor. Both these stations are situated beyond the beginning of the lower part of the Vangdam (fig. 3), in a region of some elongated banks which apparently owe their existence to the strong flow of water over this low part of the dam. In July A 7 was situated on the top of such a bank, whereas, I believe, it was not so in June. I therefore assume that the movement of the banks was the origin of the decrease in population.

WOHLENBERG's figures too show an important decrease: 39000 young cockles per m² in July, 4300 in December 1934, 800 in May '36. Though this decrease, too, will be partly due to too great a density, I do not want to exclude the possibility that less favourable environmental conditions may also have played a part (page 197).

When ascribing the cause of such decrease to too great a density of cockles, I consider direct want of space the true cause. As observed at "Schieringhals" the cockles of such dense banks are lying so densely that they press one another upward. I do not think that direct want of food is an important cause of death on such banks.

A further reason for local decrease of young cockles during growth lies in their food value. *Cardium* is used as food by several animals, especially fishes and birds. Among fishes plaice (*Pleuronectes platessa* L.) and flounder (*Pl. flesus* L.) feed on the young cockles swallowing them whole. Among birds especially oyster catcher (*Haematopus ostralegus* L.) and herringgull (*Larus argentatus* Pont.) feed on them. Certainly part of the cockles fall a victim to parasites.

It was stated already that the young cockles on the highest parts of the flats are certainly more subject to bad conditions than those at the lower parts. Little is known however as to the exact influence of these environmental conditions. Influence of high and low temperatures is very important and may cause the death of cockles over wide stretches. Dr. VERWEY observed a great mortality of cockles at the Zuidwal flats during great warmth in April or May in three different years and he supposes this period of the year to be so dangerous because of the great contrast between the temperature of the flood water and that of the flats exposed to the sun at low tide. The mean temperature of flood water about mid May is 11°C , whereas the temperature of the bottom during exposure may rise to 28°C at rather dry places (THAMDRUP, 1935, p. 28). The cockles may already be sensitive because they have just passed the winter-months. ORTON (1932) assumes that in spring a general debilitation occurs as a postspawning phenomenon which together with great warmth may cause great mortality. Near Den Helder, however, mortality was apparent from April onward, whereas the cockles probably never spawn before May. Heavy frost may cause great mortality too. BLEGVAD (1929) described its bad influences at the Danish coast during the winter '28-'29. Winter '38-'39 a very high percentage of the cockles near Den Helder was killed during severe frost in December. Mortality was highest at the higher parts, somewhat lower at the lower ones, where especially specimens living in somewhat deeper parts (shallow creeks, pools) had escaped. According to Dr. VERWEY

mortality moreover was a gradual process, part of the cockles being in a state of decomposition some months after the frost had finished. The large cockle banks behind the island of Vlieland were situated rather low and had not suffered from the frost.

As was observed on the "Staart van Schieringhals" entire cockle populations can be destroyed by settling of musselbanks at the same places. According to cockle fishers this is the most general way of destruction of cockle fields.

Little is known about the influence of great variations in salinity. In the former Zuiderzee *Cardium* tolerated salinities of below 10 ‰. It is well known, however, that this is accompanied by a very small maximum size of the species, no more than about 15 mm (HAVINGA, 1922). And as such a small size occurs in all brackish water regions and also plays a rôle in other species living at the margin from what they can tolerate as to salinity it is probable that low salinities are unfavourable to *Cardium*. It is not probable, however, that extreme salinities played a rôle in the decrease of my older cockles.

Rapidity of growth in relation to environment

It has been shown that the size of the animals born in 1934 which lend themselves best to a study of growth in relation to environment is quite different in different parts of the flats. Growth is not best where cockles are most numerous but density and growth are more or less independent of one another.

We saw on page 169 (graph V of fig. 7 and table 1) that the cockles grow best on the lower parts of the flats, along its outer border. If we ask ourselves what may be the reason for this fact the supposition is obvious that it must be due to the presence of much food. As *Cardium* feeds on plancton and detritus and the quantity of this in the water is rather uniform, it is evident that at of the lower parts of the flats the water must put rather uniform quantities of food at the disposal of the cockles. Now, there are two factors ruling the availability of this food for *Cardium*: in the first place the duration of the time of submersion, in the second place the current velocity.

When the cockles are covered by water for a long time, they can feed for a long time. Thus a submersion of long duration must be advantageous. When the water is stagnant, however, it becomes poor in food for two reasons. First, the food will settle and become attached to algae and *Zostera*, so that it

gets out of reach of *Cardium*, which is not able to collect food from the bottom like *Scrobicularia* and *Macoma*. Secondly, *Cardium* itself, in cooperation with *Mytilus*, *Mya* and other animals will exhaust the quantity of food present if the latter is not replenished by a sufficient water supply. We thus come to the second factor, the current velocity. Whereas *Cardium* may be able to exhaust the food quantity of slowly flowing water, this will probably be impossible in the case of somewhat stronger currents. How strong a current should be to make exhaustion impossible by even large quantities of cockles is difficult to say but the availability of the food will not become better above a certain current velocity as there will always be a given water supply above which a given quantity of cockles will not be able to exhaust the food quantity. The possibility even exists that a very strong current is less favourable to the cockles than a moderate one, not only from the point of view of their being washed away, but also because of the mechanic influence of water and transported sand which might compel the cockles to close their siphons.

Thus, short submersion together with weak currents may cause an extreme scarcity of food, whereas long submersion and a reasonable current will give abundance of food. So we may conclude then that shortage of food under certain conditions may be quite likely to occur.

Reverting to the divergence in length of the Zuidwal cockles we may suggest the following causes for the slight growth in the highest part:

- 1 weak currents and a low water layer during submersion;
- 2 short submersion;
- 3 much plant growth (*Zostera*, algae) to which detritus and plancton adhere;
- 4 a barricade of filtering musselbanks and other animals;
- 5 great changes in temperature and probably in salinity.

The causes mentioned under 1-4 all result in the availability of little food.

The reasons for good growth on the lower parts of the sands will be clear from the foregoing considerations.

As to the middle zone, growth abates when, coming from the lower part, we approach the Vangdam. The duration of submersion is shorter here and as long as the dam is not overflown currents are weaker than farther away from the dam.

Moreover, the number of cockles is much larger than there. These factors apparently work together in making the circumstances less favourable to growth than along the border of the sands.

Why there is a zone of best growth across the sands is not very clear. This zone includes the poles A 5, B 4 and C 4. B 4 and C 4 are situated seaward of the musselbanks in a region of the sands that at low tide is hardly ever entirely exposed to the air; it is surrounded with a dotted line in fig. 9. One might therefore hold the longer submersion of this part responsible for the good growth of the cockles. A 5 lies in a shallow creek (fig. 9), so that a somewhat greater current velocity might be the cause here.

When, for the sake of comparison, we direct our attention to the cockles of "Achteruit" (see fig. 13) – I am again referring to the animals born in 1934 only – the smallest average size is found near 6a (nearly the top of the bank) and the largest at the border of the creeks near low water marks. The bad growth near the top of the bank may be due to the shorter submersion time, possibly together with the weak current. Station 3, with 425 cockles per m^2 , shows sizes keeping the mean between those of stations 2a and 3a, both with smaller numbers per m^2 . This proves that here no exhaustion of food takes place through 425 cockles per m^2 and that it is the duration of submersion and not the current velocity which limits growth at station 3 in comparison with e.g. 1a and 7.

Let us now pay attention to the average size of the cockles at places with strikingly dense populations. I have already remarked that growth on the Zuidwal, along the eastern half of the A row, was not so good as in row B and C, probably because of short submersion, slow currents and the presence of large numbers of cockles, all together factors which unfavourably influence growth. That the density of population really takes its share in this respect is not at all sure however. This could only be proved at a place where the density of population would alter whereas duration of submersion and current velocity would remain the same. The Zuidwal with its regularly altering factors from west to east does not lend itself to such a comparison. Its dense cockle bank at B 8, however, might give us valuable indications in one direction or the other. September 23, 1937, I collected a number of cockles in the middle of this bank and I did the same at its margin between B 7, B 8 and C 7. The numbers collected were 78 and 85, whereas the density was 1240 and 368 per m^2 respect-

ively. As the average size of both groups amounted to 30.2 mm, even here food competition plays no rôle.

Another valuable instance is the dense cockle bank on the "Staart van Schieringhals". The smallest average length occurs where the cockles are most numerous. These cockles are 5 mm shorter than those along the border of the bank, this difference being certainly too great to be due to difference in time of submersion (the bank was rather flat). So it is probable that food competition is really playing a part here. The possibility should not be overlooked, however, that in consequence of pressure resulting from the presence of so many individuals lying close together the animals would be prevented from opening their shells to stretch forth the siphons. In this case no true food competition but the inability to take up food would play a rôle. I observed, however, that on the banks behind the island of Vlieland the pressure was so great that the shells were clearly dented (fig. 18). Nevertheless, they were very large for so dense a bank and their length seemed not to have been influenced by the pressure. On the shells at "Schieringhals" dents were not yet visible, so that there is a good reason to ascribe no influence to the mutual pressure of the individuals on their growth and to assume that we are dealing with mere food competition here; the more so as the cover of algae certainly lessens the water-supply over the cockles.

Summarising these conclusions we can say that the best growth of *Cardium* takes place where the duration of submersion is longer and where it is accompanied by not too weak a current. At such places food competition can be shown to exist only in the presence of very large numbers.

It is finally of interest to compare rapidity of growth in the Waddensea with growth elsewhere.

ORTON (1927) has published figures for the mouth of the river Yealm east of Plymouth. Under favourable conditions growth of the young cockles gives the following sizes:

month:	June	July	August	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
size:	6	12	17	21	25	27	28 mm.

Settling in this case must have taken place in May.

As to the older animals ORTON concludes to the following growth, again under the most favourable conditions. To make a comparison with my figures possible, I have added the sizes of my cockles from B 6.

TABLE VI

Winter- ring	common length	maximal length	normal in- crease in length	length at B 6	maximal length at B 6
1	19-22	24-28		19.2	24
2	28-32	35-37	9-10	32.1	37
3	33-36	38-43	4- 5	34.0	39
4	35-39	41-45	2- 3	37.0	40

As the cockles of B 6 belong to those which grow best of all the cockles I collected, it will be evident that the mean growth in the South of England corresponds with good growth on the Zuidwal.

STEPHEN (1930) published figures on the cockles of the Clyde mouth, S.W. Scotland. Both in 1929 and 1930 the brood settled in the beginning of August. It reached a wintersize of only 6 mm. The first winterring was faint and difficult to see, while the first well marked ring was formed in the second winter. The 1929 spat in its second winter reached a mean size of only 18 mm. The sizes of the first rings of the older yearclasses were resp. 20.6, 20.9, 22.4 and 23 mm. STEPHEN now concludes that all these first rings must have been formed in the second winter and that the first winterring is always absent. If this would really hold for STEPHEN's cockles this would mean that these cockles grow much slower than the animals observed by ORTON and by me and that they also differ in the design of their first ring. The reason for this slow growth could then probably be due to the lower temperature at the Scottish coast. It is imaginable however that 1930 only was a bad year for STEPHEN's animals and that the rings of 20.6, 20.9, 22.4, and 23 mm STEPHEN took for second winterrings, were formed in the first winter. Then the sizes of his cockles would tally with those of ORTON and me.

I have referred several times to the densely populated cockle bank described by WOHLBERG (1937, p. 14). These cockles showed the following growth:

TABLE VII

	Aug. '34	Dec. '34	May '35
number per m ²	14000	4300	800
weight per m ²	574	1290	2500 gr.
individual weight (from 3000 spec.)	0.04	0.31	3.42 gr.
length (from 1200 spec.)	5	10.2	22.3 mm.

WOHLENBERG tried in vain to find growth figures for cockles occurring in the same density of population. Finally, a.o. by comparison with STEPHEN's slow growing spat of 1930, he came to the conclusion that conditions at Sylt are not so very unfavourable. If, however, we compare his cockles with mine at "Schieringhals" and B 8, conditions at Sylt are not so favourable.

TABLE VIII

	B8	Schieringhals	Sylt
	June 2nd summer	Sept. 2nd summer	May 3rd summer
density p/m ²	1240	2160	800
mean length:	30.2	25.2	22.3
	first winter		first winter
density:	2365		4300
mean length:	18.5		10.2

The cockles at Sylt in their third summer have not even reached the size of the cockles at B 8 in their second summer.

THAMDRUP's data for Skalling in the same way indicate a slower growth than near Den Helder. Skalling lies on the West coast of Jutland not far from Sylt, where WOHLBERG did his observations. The place where THAMDRUP found best growth (the 500 m station of his "Buhnen-Linie") showed a submersion time of 62% (THAMDRUP, fig. 6), so, corresponding about with that for my poles A 5, 6, 7, B 3 and 4, C 2 and 3. We may conclude from table 12 and fig. 25, 27, 66 and 70 of THAMDRUP's paper that July 1932 the density at this place was ± 2400 specimens per m², for ± 80 % belonging to yearclass 1928 and for ± 20 % to yearclass 1929. These cockles were therefore in their 5th and 4th summers and their length amounted to only 21 and 23 mm. July 1934 the density at the same place was ± 1100 cockles per m², for ± 50 % belonging to yearclass 1928 and for ± 50 % to yearclass 1929. Their sizes were resp. 25.5 and 25.6 mm. This means very bad growth comparable with A 1 of the Zuidwal stations only. It is remarkable that these animals, though growing so slowly, grew so regularly that their age could be so easily determined and that they still grew ± 4 and ± 3 mm in their 6th and 5th years. In comparing these figures we must take into consideration, however, that these cockles were separated from the flood current by large musselbanks and by a wooden fence at right angles to the coast.

WALTON (1919) mentions the presence of "giant" races of *Cardium edule* at various places on the Scottish and English coast (Barra, Milford Haven, Solva, S. Pembrokeshire), where he collected individuals up to 50 and 55 mm, with 7 to 10 rings. I never succeeded in counting more than 4 winterrings clearly distinguishable.

In finishing this section it should be mentioned that we must be very cautious in comparing *Cardium* populations from different regions as too little is known about size-salinity and size-temperature relations in *Cardium edule*.

Relation between density of population and grainsize of the sand

Cardium occurs on the Zuidwal in rather oozy mud with a very fine grain (A 4, 5, and 6 and B 1) but also in coarse sand (B 8 and other places, see fig. 7). The cockles of Achteruit occur in oozy to rather coarse sand. On the island of Goeree cockles in the Grevelingen lived in very fine sand, but those west of the polder Preekhil on this island lived in large numbers (estimated at 400 per m²) in very oozy ground. The *Cardium* bank at the "Staart van Schieringhals" was situated in fine sand, but on the Noordvaarder (Terschelling) *Cardium* lived in very coarse sand, 50-80 % of the material being coarser than 160 μ . In the Noordgat (Texel) *Cardium* lived in rather coarse sand, whereas in the Mok (Texel), where I estimated their number at 400 per m², the species lived in very oozy soil. Finally, some few km south of the fortress Oostoever near Den Helder (near the sluice of the Balgzand Channel) I found a very dense *Cardium* population in quite oozy bottom, so soft that it was wholly impassable.

WRIGHT (1926) states on page 20 of his paper: "The spat appears generally to fall and develop in definite portions of the more muddy soil near the shore and here young cockles are seldom found scattered broadcast over the shellfish grounds proper. These beds of "seed" or "brood" cockles are of sufficient interest to merit a brief description.

The seed areas consist of large beds of soft, oozy mud lying on and raised some 1.5 to 2 inches above the general level of the sands. Their outline is often perfectly distinct and clearly distinguishable from the surrounding soil".

On the bank of *Cardium* brood mentioned by WOHLBERG (1937), with 39460 specimens per m², the bottom differed widely from the above description of WRIGHT. More than 90 % of

the bottom material was coarser than 250 μ so that the sand in coarseness much exceeded even the sand of the "Noordvaarder". All grainsize data of WOHLBERG deal with such coarse material, of between 250 μ and 1 mm; possibly the bottom at Sylt consists to a great degree of coarser diluvial sands.

HECHT and MATERN (1930, p. 266) conclude: "Je feinkörniger und wasserhaltiger (und damit auch weicher) das Sediment ist, um so stärker die Besiedelung". This correlation is concluded from only one observation, however. Nevertheless it may contain some truth. For a dense population which easily settled on a muddy bottom because of slight current velocities, will, first of all, not be carried away, and, secondly, will grow slowly so that 1 m² can contain more specimens.

Very coarse material in which the young bury themselves with difficulty, seems to be unfavourable. MC LEAN (1931) observed that *Cardium corbis* on gravel beaches in British Columbia always occurred at places with a more or less homogeneous sandy bottom. (This species too showed rapid growth at the places close to strong tidal currents and slow growth on the beaches at the head of narrow bays.)

WOHLBERG who quotes the observations of MORTENSEN (1922) and HAGMEIER and KÄNDLER (1927) on dense *Cardium* populations in pure sand gives as his opinion that the relations between density of population and substratum are too insufficiently known to say anything definite about it. The observations mentioned above give us no indication as to any preference of a special substratum as far as very oozy mud till rather coarse sand are concerned. If some relation between density of population and grainsize of the substratum should exist, it will be a secondary one which can be reduced to current influences.

LITERATURE

- BLEGVAD, H., 1914. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found in or on the seabottom in Danish waters. Rep. Danish Biol. Stat. vol. 22.
- , 1929. Mortality among animals of the littoral region in ice-winters. Rep. Danish Biol. Stat. vol. 35.
- DAVIS, M. A., 1923. Quantitative studies on the fauna of the seabottom. Ministry of Agric. and Fisheries. Fish. Invest. Ser. II. vol. VI no. 2.
- , 1925. Idem. Ser. II. vol. VIII. no. 4.
- DAY, J. H., and WILSON, DOUGLAS P., 1934. On the relation of the substratum to the metamorphosis of *Scolecoplepis fuliginosa* (Claparède). Journ. Mar. Biol. Ass. N.S. 19 pp. 655-662.

- HAGMEIER, A., 1930. Eine Fluktuation von *Spisula subtruncata* da Costa an der Ostfriesischen Küste. Ber. d. Deutschen Wiss. Komm. f. Meeresf. N.F. 5.
- HAGMEIER, A., und KÄNDLER, R., 1927. Neue Untersuchungen im nordfriesischen Wattenmeer und auf den fiskalischen Austernbänken. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. N.F. 16.
- HAVINGA, B., 1922. Mariene Mollusken, in "Flora en Fauna der Zuiderzee". Den Helder.
- HECHT, F., and MATERN, H., 1930. Zur Ökologie von *Cardium edule* L. Senckenbergiana vol. 12.
- HOEK, P. P. C., 1911. Rapport over schelpdierenvisserij en schelpdierenteelt in de noordelijke Zuiderzee. Extra bijlage Verslagen Staat Nederl. Zeevisserijen over 1910, 163 pp., 10 pl.
- JOHNSTONE, J., 1899. *Cardium*. Liverpool M.B.C. Memoirs 2.
- KÄNDLER, R., 1928. Untersuchungen über die Biologie der Auster. Verbreitung und Wachstum der Austernbrut im Wattenmeer. Wissensch. Meeresunters. Abt. Helgoland. N.F. 17.
- MC. LEAN, F. C., 1931. Notes on the ecology of the cockle *Cardium corbis* (Martyn). Trans. Roy. Soc. Canada, Sect. 5: Biol. Sci. 25 p. 59-72.
- * NELSON, TH. C., 1921. Aids to successful oyster-culture. New Jersey Agric. Expt. Stat. Bull. 351.
- MORTENSEN, TH., 1922. Biologiske Studier over Sandstrandsfaunaen saerlig ved de Danske Kyster. Medd. fra Dansk naturh. Foren. Bd. 74.
- ORTON, J. H., 1926. On the rate of growth of *Cardium edule*. Journ. Mar. Biol. Ass. N.S. 14, pp. 239-279.
- , 1932. Summermortality of cockles on some Lancashire and Cheshire Dee Beds. Nature vol. 132.
- , 1933. Bionomical studies on *Cardium edule* with special reference to mortality in 1933. James Johnstone Memorial Volume.
- , 1937. Oyster biology and oyster culture. Edw. Arnold and Co., London.
- PRYTHERCH, H. F., 1934. The rôle of copper in the setting, metamorphosis and distribution of the American Oyster, *Ostrea virginica*. Ecol. Mon., 4, 1934.
- STEPHEN, A. C., 1930. Notes on the biology of certain Lamellibranchs on the Scottish coast. Journ. Mar. Biol. Ass. N.S. 17, p. 277.
- THAMDRUP, H. M., 1935. Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage. Aus dem Skalling Laboratorium. Medd. fra Komm. for Danmarks Fiskeri og Havundersøgelser. Serie: Fiskeri, Bind 10.
- VEEN, J. VAN, 1936. Onderzoekingen in de Hoofden in verband met de gesteldheid der Nederlandsche kust. 's-Gravenhage, Alg. Landsdrukkerij.
- WALTON, C. L., 1919. A contribution to the ecology of some cockle beds. Lanc. Seafish. Lab., Rep. no. 28, p. 34.
- , 1919. On the shell of *Cardium edule*. Lanc. Seafish. Lab., Rep. 28, p. 47.
- WILSON, DOUGLAS P., 1937. The influence of the substratum on the metamorphosis of *Notomastus* larvae. Journ. Mar. Biol. Ass. vol. 22, p. 227-243.
- WOHLBERG, E., 1937. Die Wattenmeer Lebensgemeinschaften im Königshafen von Sylt. Helgol. Wiss. Meeresunters., Bd. 1, Heft 1.
- WRIGHT, F. S., 1926. A report on the cockle beds and cockle industry of England and Wales. Ministry Agric. and Fish., Fishery Investigations, Ser. II, vol. IX, no. 5.

* I did not read the original paper.

A REVISION OF THE FOSSIL WATER-MOLES (DESMANINAE)

BY

A. SCHREUDER

ZOOLOGICAL MUSEUM, AMSTERDAM

INTRODUCTION

When I set out to examine the scanty remains of *Desmana* gathered in the Netherlands, it soon appeared necessary to revise the fossil Water-moles recorded up till the present and to compare them with each other, which had not hitherto been done.

This would not have been possible without the complaisance of the Keepers of the collections in question, who kindly entrusted me with a great many valuable specimens among which several types. I therefore take pleasure here in rendering my thanks to Dr LANG and Miss BATE, London; Dr COTTREAU, Paris; Prof. v. LÓCZY, Prof. ÉHİK, Dr MARIA MOTTI and Dr VIGH, Budapest; the late Prof. SCHMIDTGEN, Mainz; Dr STEHLÍK, Brno; Prof. SCHWANTES and Prof. BEURLIN, Kiel; Prof. STEHLIN, Basle; Dr VIRET, Lyon; Dr INGE SEEMANN, Würzburg; Dr HELLER, Heidelberg; Mr KOLLAU, Berlin and Dr TESCH, Haarlem, for the loan of the fossil material.

My sincere thanks are also due to Prof. POHLE, Berlin, and to Prof. BOSCHMA and Dr JUNGE, Leiden, for putting at my disposal recent material for comparison, and to all the above for the trouble they took for this purpose. In this way a unique opportunity was afforded me of examining side by side remains of all the forms of Water-moles hitherto known. The fact that thus the measurements could be taken by one and the same person is a factor of great importance.

Particularly am I indebted to Dr KORMOS, Budapest, who has generously lent me the rich Hungarian material gathered by him, and which was originally intended to have been treated monographically by himself.

My thanks are also due to the Amsterdamsche Universiteits Vereeniging which, through the kind intermediacy of Prof. L. F. DE BEAUFORT, placed at our disposal a grant for the research of the Tegelen fossils; part of this could be spent on the Plates.

The specimens have been drawn and measured by the present author with the aid of a binocular microscope with ocular micrometer.

Water-moles (Swedish: ratta desman (= musk); French: desmans, rats musqués; Portuguese: rata admirelada; Russian: Wychuchol; German: Bisamspitzmäuse, Bisamrüzler) have been treated in a somewhat niggardly way by palaeontologists. SCHLOSSER (1888) only admitted the Desman of the Upper Freshwater Bed as such, and so he wrote (p. 136): "die Gattung *Myogale* findet sich fossil nur in Pleistocänen Ablagerungen". He referred the type humerus of *Myogale antiqua* Pomel (1848) from Sansan without any argument to the Soricidae, as he thought "die von französischen Autoren genannten miocänen *Myogale*-Arten durchaus problematisch". Also the Hungarian Water-moles, first recorded by NEHRING (1890), and repeatedly since 1913, especially by KORMOS, from the Pontian up to the Postglacial, have been overlooked. Thus we read in "Die Säugetiere" (MAX WEBER, 1927), p. 128: "Die recenten europäischen Desmaninae sind erst aus dem Plistocän bekannt".

Even in the recent publications of CHARLEMAGNE (1930, 1936), who tries to deduce the recent area of *Desmana* from the distribution of the Water-moles in the past, the conclusions are still based upon the obsolete data of TROUESSART, etc.

It is NEWTON (1882), FILHOL (1891), KORMOS (1913-1938) and SCHMIDTGEN (1925) who have given detailed descriptions of fossil Desman remains. They, however, had not the occasion to compare their material with that found in other countries. Moreover, the figures of FILHOL are very inaccurate, and the single photographic figure given by SCHMIDTGEN has suffered so much by being printed that the molars can hardly be distinguished.

Especially the Miocene French Desmans badly needed a revision: "Es fragt sich ob nicht POMEL's *Myogale antiqua* wirklich mit *M. pyrenaica* zu vereinigen sei. Uebrigens stehen auch *M. minuta* Lartet, *M. nayadum* und *M. auvernensis* Pomel wie mir scheint auf unsicherer Grundlage". (WOLDRICH, 1887). Already

in his first publication on fossil Water-moles KORMOS saw the need of comparison of the tertiary Hungarian Desmans with those from Sansan, and regretted not to have had the opportunity to accomplish it.

I esteem it a privilege therefore, to be able to give an autoptic comparative review of the fossil Water-moles preserved up till the present day.

The group, as far as known, forms a well-defined unity, and especially since the Pontian the resemblance is so great that the differences are only to be found in details. Thus the obvious way will be to compare successively the morphological units, adding a summary of the results in the diagnosis of each species and subspecies.

HISTORICAL DATA

FRANCE

In the Session of the Geological Society, held at Paris on 7th. June, 1841, POMEL recorded a "Desman arvernien (Nob.), caractérisé par la courbure de l'apophyse coronoïde de sa mandibule", from "les collines de la Tour-de-Boulade (Puy-de-Dôme)". (POMEL, 1844).

Some years later (1848) POMEL gave more details of this mandible and also referred a humerus to this species, which he termed then *Mygale nayadum* et *arvernensis*. There the locality is named Chauffours. Prof. STEHLIN kindly informed me that this is the name of the village situated at the foot of the Puy-de-Mont Doury of which the Tour-de-Boulade is a spur, and that the age of the deposit is Upper-(or perhaps Middle-) Stampian (Upper-Oligocene).

POMEL saw the difference with "*Myg. pyrenaica*", and wrote: "Peut-être un sous-genre distinct".

Unfortunately POMEL's collection got lost in 1852, "lors de l'invasion de mon domicile au coup d'État du 2 Décembre". In the same letter to TRUTAT, POMEL communicated that he had found later "d'autres parties de squelette, des portions de machoires qui confirmèrent l'attribution du genre par leur formule dentaire". This information does not obviate the fact that this species cannot be termed a true Water-mole (p. 320).

In the same note POMEL mentioned "*Mygale antiqua* Pom. (*M. pyrenaica* Blainv.). Humérus plus robuste que celui du *M. pyrenaica*, mais de même taille; insertion du grand pectoral plus

basse; condyle interne pourvue d'un petit crochet recurrent et d'un trou plus étroit, plus en forme de canal".

DE BLAINVILLE had already figured in his *Ostéographie, Insectivores*, Pl. XI, the distal half of the humerus from Sansan side by side with the bone of *Gal. pyrenaicus*, and wrote (p. 99) of it: "une partie assez considérable d'humérus du coté gauche, auquel la tête supérieure seule manque, et que M. LARTET, qui l'a découverte malgré sa petitesse, a justement rapportée au Desman des Pyrénées". The latter is an error to which LARTET (1851) has objected: "Un peu plus grand que le Desman des Pyrénées avec lequel on ne doit pas cependant le confondre, bien que M. DE BLAINVILLE, par un malentendu sans doute m'ait attribué d'avoir le premier proposé cette identité spécifique, qu'il a lui-même adopté dans son *Ostéographie*".

LARTET gathered at the same locality more remains of corresponding size, among which a mandibular fragment with the four premolars, which he (1851) named *Mygale sansaniensis*, to which species he also referred the humerus described and figured by DE BLAINVILLE, and already named by POMEL *Mygale antiqua*. Of the premolars LARTET wrote: "Les dents de notre Desman fossile, comparées à celles de son congénère, le D. des Pyrénées, présentent des caractères différentiels très appréciables. La dissemblance dans les formes se retrouve, bien qu'à un degré moins sensible dans les autres parties connues du squelette".

In the same tube in which I found this mandibular fragment with p_1 - p_4 were further a small fragment of a humeral shaft, of two ulnae, of a radius and of a tibia, a calcaneus, an astragalus, a clavicle and a navicular. All these remains were noted on the label; but the clavicle had erroneously been indicated as a "métatarsien". The calcaneus, however, is not that of a Water-mole, and is, moreover, too large for the other tarsal bones. None of the bones in this tube have been mentioned by FILHOL nor by TRUTAT. FILHOL (1891): "Les seuls os des membres qui nous soient connue, sont un humérus et un cubitus, qui paraissent, sauf leur taille un peu supérieure (BLAINVILLE, Ost. Pl. XI), presque identiques aux mêmes parties osseuses du Desman des Pyrénées". And TRUTAT, p. 98: "Un cubitus peut-être un peu plus fort que dans le M. Pyrenaica accompagnait cet humérus. Ces deux pièces ont été figurées par de Blainville". This is an error, as only the distal half of the humerus of "Mygale de Sansans", "Desman des Pyrénées" or "Mygale pyrenaicus",

was figured in the *Ostéographie*. Whether the cubitus (ulna) mentioned by these authors is the proximal half of an ulna that I found in the tube with the other bones mentioned cannot be determined. The colour is not that of the yellowish humerus.

This type humerus, the distal half of which is figured by DE BLAINVILLE, is conserved separately in a tube with a label on which is written: "Desman de Sansan, *Mygale Sansaniensis*. 1 humerus. Ost. Ins. Pl. XI". However, I found this figured portion broken into two pieces which could be glued together again, although badly damaged, e.g. "le petit crochet recurrent" was gone. But besides this figured distal half, the tube contained yet another fragment, certainly of the same bone, viz. the proximal portion without the head. Undoubtedly LARTET had found the bone with only the caput missing. Then it must have got broken into two, the distal half of which was figured by DE BLAINVILLE. The two halves have now been joined again.

Since all the extremity bones mentioned above quite agree in size and strength with the type humerus of *Myg. antiqua* Pomel (the fragment of humeral shaft is identic with the type), there is no reason not to refer them all to this species.

The mandibular ramus with the premolars and the alveoles of the other unicuspid (the type specimen of LARTET's *Mygale sansaniensis*) cannot be referred to the Water-moles (cfr. p. 325), and so for this species another generic name will be suitable.

Much smaller remains gathered by LARTET in Sansan were also referred by him (1851) to *Mygale* and the name of *Mygale minuta* established for them. "Petite espèce comparable par sa taille à notre musaraigne commune, se rapprochant davantage par quelques morceaux recueillis du Desman des Pyrénées." LARTET gave neither description nor figures of these remains. When FILHOL (1891) studied the fossil mammals of Sansan he found of "*M. minuta*" in the collection LARTET in the Museum at Paris, two mandibular fragments, one without teeth, the other with the two foremost molars, the distal portion of a humerus and of a tibia, and the articular portion of a scapula. "Quant au fragment de tibia, il est trop mutilé pour permettre des comparaisons." Also TRUTAT (1891) saw these five specimens in the collection LARTET.

I, too, met with in the tube which bears a label with "Desman très-petit. *Mygale minuta*", only five fragments, but these were the two mandibular fragments, one of the scapula and two of

the humerus. The tibia fragment was absent. The label mentioned: "2 frag. de mach. inf., 1 part. d'omoplat, 2 part. d'humérus, 1 tibia". The two humeral halves, a proximal and a distal one, certainly belong together.

TRUTAT has already expressed his doubts about the generic attribution of this species of Water-mole of Sansan. "Je serais porté à croire que le *M. minuta*, de LARTET appartient à un genre très voisin des Desmans, mais tout distinct." That these remains do not indeed belong to the Water-moles, but to two rather removed genera will be discussed later (p. 324). The name of *M. minuta* has thus also to be dropped.

In his publication on the fossil mammals of Sansan, FILHOL describes and figures (unfortunately very imperfectly) an upper dentition (p^1-m^3) and the horizontal portion of the lower jaw belonging to it, with i_2 , c , p_1 , p_3-m_3 . He named it *Mygale antiqua* Filhol. Where, however, these remains belong to a Water-mole of the same size as is indicated by the type humerus of *Mygale antiqua* Pomel, it is the name of the latter author that must be used for this Water-mole, which appears to be the only fossil species gathered in France. Because the differences with *Desmana* and *Galemys* justify an other generic name, I propose that of *Mygalea* nov. gen., as it is much resembling the well-known name of *Mygale*, which, however, according to the rules of nomenclature, cannot be maintained.

Mygale (CUVIER, 1800) mouse-weasel, has priority over *Myogale* (BRANDT, 1836). Moreover, PALMER (p. 437, footnote) wrote: "According to SHERBORN (Index Anim., 641, 1145, 1902) this name dates from 1796 in the form *Mygalus* ("Mygalus A. Retzius, Animad. Class. Mamm. Linn., 22"), and was based on *Mygalus moschatus*. This reference has not been verified".

That *Myogale* has been used universally for recent Water-moles will be partly due to DOBSON (1883, p. 128), who wrote: "*Mygale* has undoubtedly priority but I prefer to use *Myogale* as it is more generally used, and its use allows of the retention of the former term to designate a well-known genus of spiders to which LATREILLE (in 1802) applied it". Arachnologists, however, dropped this name long ago. Thus E. SIMON, in his *Histoire Naturelle des Araignées* (1892, p. 65) wrote: "Les Aviculariides, plus connus sous le nom de Mygales", etc., and added in a foot-note: "Le nom de *Mygale* a été employé en 1800 par CUVIER (Leçons anat.) pour un genre de Mammifères, et ce n'est qu'en 1802 que WALCKENAER a proposé le même nom pour un genre d'Arachnides (Faune Par., II)". Since it has appeared that the Russian Water-mole must be named *Desmana* (GUELLENSTAEDT, 1777), and the small Franco-Iberian species *Galemys* (KAUP, 1829).

ENGLAND.

In 1846 OWEN described a lower jaw from the Forest-Bed, gathered by GREEN in 1842, and, after comparing it with the smaller recent Franco-Iberian Water-mole, *Galemys pyrenaicus*, termed it *Palaeospalax magnus*. This type-jaw of an "ancient mole" was gathered at Ostend, near Bacton, in Norfolk.¹⁾

Since then many more remains have been gathered in the Forest-Bed at Bacton, West-Runton, and Beeston, near Cromer, and described and figured by NEWTON in his Forest-Bed Memoir (1882, 1891). He, like LARTET (1864) before him, after having compared them with the recent Russian Desman, was convinced of their specific identity. Ever since then the English Desman has appeared in literature under the name of *Myogale moschata*.²⁾

As has already been assumed by KORMOS, and as will be expounded in the following pages, the English form cannot be identified with recent *D. moschata*. However, taking into consideration the high degree of variability in the recent Desman, the differences are more of subspecific than of specific value.

In consequence of this the name of *Desmana moschata magna*

¹⁾ Unfortunately the name of this locality has evidently been confused by DOBSON (1883) with that of the well-known sea-side resort, Ostende, in Belgium. Since he wrote: "Remains of *Myogale moschata*, or of a species very closely allied to it, have been found in alluvial beds in England and in Belgium", this error has been cited again and again in literature. In 1880, only few years before DOBSON's publication, SANDBERGER, in his "Beitrag zur Kenntniss der Unterpleistocänen Schichten Englands", still expressed himself as follows: "meines Wissens ist *Myogale moschata* nicht weiter fossil bekannt". SCHMIDTGEN (1925) tried in vain to get any information about a Belgian fossil Desman. Also the statement as to the range of *Myogale moschata fossilis* in England, Belgium and Germany (TROUESSART's Catalogus mammalium I (1898-1899), p. 203 and Supplementum (1904-1905) is incorrect, since it was not until 1925 that the first remains of *Desmana* in Germany were recorded and that by SCHMIDTGEN. Much earlier (1890) NEHRING mentioned a fossil water-mole found in Beremend, Hungary.

²⁾ In OSBORN's List of Mammals from the Forest-Bed Series (1922) two Water-moles appear: 1 "English *Myogale* = *Galemys*" and, 2 "continental *Myogale* = *Desman*". This led KORMOS (1930, p. 2) to assume that two forms of Desman have lived in England. At my request Dr HINTON kindly informed me that only one Desman is meant. OSBORN's list is rather misleading, because notes given by HINTON have been incorporated in it, and the names used by other authors have been left in too. So that in this list one species is apt to figure under two or three different names.

Owen is used in the present paper for the English Water-mole, in accordance with the rules of nomenclature.

The English material from which NEWTON had to draw his conclusions must have been augmented by a considerable amount since then, as I had in hands a fragment of a maxillary (in water-moles the premaxillary contains the large first incisor only) with the smaller incisors, three isolated young upper molars, a mandibular ramus, the angular process of which is almost undamaged, a perfect humerus, etc., all specimens not available to NEWTON when he wrote his Memoir. It is remarkable that among the rich English collection not a single fragment of the femur is present.

All the specimens belong to the collections of the British Museum (Nat. Hist.), London; the greater part of them to the Savin collection.

HUNGARY AND TRANSSEYLVANIA.

Lately KORMOS (1938) published many historical details about the fossil remains of Water-moles gathered by himself and others in Hungary and Transsylvania. Therefore the following resumé may suffice here.

In 1913 KORMOS described and figured some lower jaws with teeth of three different species of Water-moles. The largest of those is *Desmana nehringi* from the Upper-Pliocene (Lower-Cromerian) of the Baranya district (Beremend and Villány-Kalkberg). Fragments of a lower jaw with p_4 and m_1 had already been found in 1847, and preserved in the Naturhistorisches Museum at Vienna. NEHRING recorded this *Myogale* in 1890, but without giving it a specific name. He wrote on the label: *Myogale intermedia* n.sp. Nehring, evidently because the size is intermediate between the two living Water-moles. KORMOS (1913) described and figured these two fragments, and NEHRING's specific name never having been published, gave them the name of *Desmana nehringi*. To my regret I could not examine these type specimens, as they could not be found in the Vienna Museum.

Later a number of lower jaws with teeth, a scapula, a pelvis, several limb bones and the ante-molar portion of a skull of this species were saved. So KORMOS (1938) was able to give a fuller description of this Water-mole, with figures of the skull-fragment and of lower mandibular rami. This species is the best known

among fossil Water-moles. Unfortunately, of the upper dentition only some unicuspid ($c-p^3$) are represented.

The second species, newly established in KORMOS' publication of 1913, is but slightly larger than recent *Galemys* and is named *Galemys semseyi*. It is likewise based upon a lower jaw fragment with teeth (p_4-m_3), and was found in Püspökfördő, Transsylvania, in Middle-Cromerian deposits. KORMOS afterwards collected a rich material, among which a maxillar fragment with p^4-m^3 , agreeing in size with the jaw from Püspökfördő, in Beremend and Csarnóta, and referred it to *Gal. semseyi* (KORMOS, 1938). The debatableness of this reference will be discussed on p. 315. It may suffice here to say that I felt obliged to establish for the latter remains a new species. In honour of the zealous investigator who, during the last 30 years discovered in Hungary and Transsylvania a world of extinct micro-mammals belonging to dozens of new species, I take pleasure in naming this Water-mole *Desmana kormosi* spec. nov.

Desmana thermalis, too, was discovered by KORMOS (1930). It is known by two upper and some lower dentitions, and by many limb bones, all gathered in Püspökfördő.

The third Water-mole treated by KORMOS in the paper of 1913, received the name of *Galemys hungaricus*. It is the smallest of the three and also the oldest, having been gathered in Pontian clay-deposits in a cave near Polgardi, N.E. of Platten Lake (KORMOS 1911). It is represented by some fragments of lower jaws with p_4 and the molars, by a humerus, by a fragment of an ulna and one of a tibia-fibula. The generic name established for it in the present paper is *Mygalinia* nov. gen.

A larger Desman from Polgardi has just been mentioned in KORMOS' paper upon *D. thermalis* (1930). The particulars of the dentition as far as known ($c-p^2$, m^1 , $c-p_2$, m_2 and roots of i_1-i_3) are those of the true Water-moles; the size fairly well agrees with *D. kormosi*. It is termed in the present paper *Desmana pontica* spec. nov.

The geologically youngest and at the same time the largest fossil Desman known is *Desmana moschata hungarica* KORMOS, a lower jaw of which was gathered in 1914, in Puskoporos (N.E. of Budapest), and recorded by KORMOS (1914). Later a humerus and a femur (KORMOS, 1916) and a fragment of the tibia and of a humerus (ЃНИК, 1915) were found, likewise out of Magdalenian caves. The mandibular ramus, the upper arm-bone and

the thigh bone have been figured by KORMOS. The size of this animal considerably surpasses that of the recent Russian Water-mole.

MORAVIA.

About 30 years ago ČAPEK^v gathered the first remains of Moravian *Desmana* on Stránská Skála (Lateiner Berg), near Brno (KORMOS 1933). It was not until 1925 that *Myogale moschata* from Lateiner Berg was mentioned in literature and by KNIES. Some years ago STEHLÍK (1934) gave (in the Czech language) a survey of the material to which he himself has added valuable specimens. The short description with some photos does not include a comparison with other Water-moles. With exceptional kindness Dr STEHLÍK lent me the complete collection (mandibular rami with teeth, humeri, femora and also tibiae-fibulae fragments), so that the Moravian Desman could be incorporated in the comparison. Unfortunately, hitherto nothing of the upper jaw nor of the upper teeth has been gathered. Also this Desman nearly approaches the recent one, and therefore will be termed *Desmana moschata moravica* in the present paper.

All specimens have been gathered on Stránská Skála and are preserved in the Mährisches Landesmuseum at Brno.

GERMANY.

In 1925 SCHMIDTGEN gave an exhaustive treatise on *Desmana* remains gathered in the Lower-Pleistocene Mosbach Sands. After comparing both upper jaws with teeth, and both lower jaw fragments without, with a rich material of recent skulls, the author estimated the differences of subspecific value and termed this fossil Water-mole *Desmana moschata mosbachensis*. This is the first German Water-mole known.

HELLER (1936) recorded a fragment of a tibia of *D. nehringi* K. and an upper molar of "*Galemys semseyi* K.", from the Upper Pliocene of Gundersheim (Rheinhessen).

A perfect tibia-fibula of a large Desman has been recognised among the bones from a Late-Palaeolithic "Rentierjägerlager" at Meiendorf, near Hamburg (KRAUSE, 1937). It is named *Desmana moschata* aff. *hungarica* Kormos in the present paper. Lately a portion of a sacrum of the same large form was gathered, together with Mesolithic implements, in an excavation at Ahrensburg-Stellmoor, near Hamburg.

Recently INGE SEEMANN (1938) described and figured a large Insectivore of the Upper-Miocene of Viehhausen (Bavaria), which she named *Myogale germanica* spec. nov. After having seen these fine specimens I can pronounce this animal to be not a Water-mole, but an Erinaceide (see p. 326).

NETHERLANDS.

Hitherto but few remains of *Desmana* have been found in the Netherlands. The first was the distal half of a femur gathered about 30 years ago in the Tegelen Clay by the Rev. R. WEINGAERTNER among a rich collection of fossil Mammals, at present preserved in the Zoological Museum at Amsterdam. Dr TESCH, Director of the Geological Survey, sent the specimen to Mr E. T. NEWTON, London, the expert in the Forest-Bed fauna, who referred it to "*Myogale* sp., intermediate in size between *M. moschata* and *M. pyrenaica*" (written on label). In consequence *Myogale* spec. appeared in the list of Tegelen Mammals published by REID (1915) in his treatise on the flora of this locality.

Some years ago a femur, likewise from the Tegelen Clay, and lacking the distal epiphyse, was added to the Böhmers en van Bemmelen Collection, Zoological Museum, Amsterdam.

Shortly afterwards (1932) an upper molar (m^2 dext.) and a fragment of a left mandibular ramus came to light in synchronic deposits from a depth of 86–88.50 m in boring 10 (Groot Berkheide) of the Leiden Dunewater Supply, at Wassenaar, near The Hague ¹⁾.

In 1935 a first upper molar (m^1 dext.) appeared out of a geologically younger layer in a boring at Bergambacht (Lek-boring 6), in the province of South-Holland, from a depth of 50–53.80 m. The specimens from the borings are preserved in the collections of the Geologische Stichting, Haarlem.

Undoubtedly the femur from the Tegelen Clay is of a smaller Desman than the remains from the borings, which approach the Russian Desman in size. The femur is about as large as that of *D. nehringi*, but the form resembles rather that of *D. thermalis* which, however, is considerably larger. Provisionally the Tegelen Water-mole is, in the present paper, named *Desmana thermalis tegelensis* subsp. nov.

¹⁾ See Addendum, p. 329.

The remains from the boring at Wassenaar likewise, and here also as regards the size, approach most nearly the same portions in *D. thermalis*, hence they have been termed *Desmana* aff. *thermalis* Kormos.

The molar from the boring at Bergambacht resembles somewhat more some specimens of the recent Russian Water-mole, and is therefore provisionally indicated as *Desmana* aff. *moschata* Pallas.

MORPHOLOGY

The skeleton of recent Water-moles is sufficiently known by the description and figures of *Desmana moschata* by DOBSON, and of *Galemys pyrenaicus* by de BLAINVILLE (Ostéographie, Insectivores, Pls. II, V, IX, XI), TRUTAT (with good phototype figures, 4 times nat. size) and by PUISSÉGUR (1935).

Recent material used for comparison:

Desmana moschata Pallas:

Rijksmuseum v. Nat. Hist., Leiden:

- cat. a Skeleton (teeth moderately worn). Length of skull 58.3 mm.¹⁾
 cat. b Skull (teeth moderately worn). Length of skull 56.9 mm.

Zool. Mus. Univ., Berlin:

- 4467 Skull (teeth scarcely worn, still one milk-tooth present). Brain-case lacking.
 4466 Skull (teeth scarcely worn, p₄ slightly hidden in the alveole). Length of skull 54.5 mm.
 33820 Skull (teeth slightly worn). Brain-case lacking.
 33829 Skull (teeth slightly worn). Length of skull 54.5 mm.
 33818 Skull (teeth moderately worn). Length of skull 55.0 mm.
 33819 Skull (teeth moderately worn). Brain-case lacking.
 692 Skull (teeth moderately worn). Length of skull 56.0 mm.
 4465 Skull (teeth moderately worn). Brain-case lacking.
 691 Rostrum and lower jaws (teeth much worn).

On the Leiden skulls and on Nos. 33819-691 the sutures have vanished.

¹⁾ In 12 skulls measured by Charlemagne (1936) the length varies from 56-58.5 mm.

Galemys pyrenaicus Geoffroy:

Rijksmuseum v. Nat. Hist., Leiden:

- cat. a Skeleton (teeth scarcely worn). Length of skull 32.8 mm.
 cat. b Skull (teeth scarcely worn). Length of skull 34.8 mm.
 cat. c Skull (teeth moderately worn). Brain-case lacking.
 cat. d Skull (teeth moderately worn). Length of skull 35.1 mm.
 cat. e Skull (teeth moderately worn). Brain-case lacking.

All the remains of *D. m. magna* are preserved in the British Museum (Nat. Hist.), London, all those of *D.m.moravica* in the Mährisches Landesmuseum, Brno, those of *D.m.mosbachensis* in the Naturhistorisches Museum der Stadt Mainz, of *Mygalea antiqua* in the Muséum Nat. d'Histoire Naturelle, Paris and of *D.m.hungarica*, *Galemys semseyi*, *D.pontica* and *Mygalinia hungarica* in the Ungar. Geologische Anstalt, Budapest. Only of the species having their remains scattered over different collections are these latter indicated in the lists of the fossil material and in the explanations of the figures. Also the localities have been named only when the species has been found in more than one.

Fossil skull fragments and upper teeth examined:

Text figs. 1-28, Pl. VIII, figs. 1-6.

Desmana moschata magna.

- M 6145 Left max. fragment with p^4-m^2 (much worn).
 Figs. 2, 11; Pl. VIII, fig. 2.
 M 6145A Left max. fragment with i^2-c (much worn). Teeth
 fig. 3; Pl. VIII, fig. 2.
 M 6144 Right m^1 (slightly worn), isolated. Fig. 15.
 M 6144A Right m^2 (slightly worn), isolated. Fig. 25.
 M 6153 Left m^1 , unworn enamel cap. Fig. 14.

Desmana thermalis

Ung. Geol. Anst., Bud.,

- Ob/4742 Left maxilla with p^2-m^3 (much worn), type. Figs. 2:
 9, 12; Pl. VIII, fig. 4a.
 Ob/4743 Right maxilla with p^2 and alveoles of p^1-m^3 . Pl. VIII,
 fig. 4b.

Desmana aff. *thermalis*. Wassenaar, Holland.

Geol. Stichting, Haarlem:

- Right m^2 (slightly worn), isolated. Fig. 23; Pl. VIII, fig. 6.

Desmana aff. *moschata*, Bergambacht, Holland.

Geol. Stichting, Haarlem:

Right m^1 (moderately worn), isolated. Fig. 16; Pl. VIII, fig. 5.

Desmana nehringi, Villány-Kalkberg. Geol. Pal. Inst. Univ. Kiel:

Antemolar portion of skull with c , p^2 , p^3 dext. and c - p^3 sin. (much worn) and alveoles of other premolars and incisors. (KORMOS 1938, figs. 1 and 2). Pl. VIII, fig. 3.

Zoöl. Abt. Ung. Nat. Mus., Bud.:

4039 Left max. fragment with c - p^2 (moderately worn) Fig. 4.

Desmana kormosi.

Ibidem:

4045 Left max. fragment with p^4 - m^3 (moderately worn), Beremend. Type. (KORMOS 1938, fig. 5) Figs. 8, 19, 28.

Coll. Dr FLORIAN HELLER, Heidelberg:

Left m^1 (slightly worn), isolated. Gundersheim. Fig. 20.

Desmana pontica.

Ob/5074A Right c - p^2 in situ (slightly worn). Type. Fig. 5.

Ob/5074B Right m^1 (slightly worn), isolated. Fig. 21.

Mygalea antiqua.

Right max. fragment with p^1 - m^3 (moderately worn, m^1 damaged). Figs. 6 and 27.

The preorbital fragment of the old maxillary from the Forest-Bed does not show any difference in form with old recent skulls of *Desmana*. A thin bar (min. width 1 mm) is directed obliquely over the infra-orbital canal. The for. lacrimale lies above the anterior root of the first molar. The lower border of the canal anterior to the bar is high (fig. 2).

As has already been mentioned by KORMOS, the bone-bridge is considerably broader in *D. thermalis* (fig. 2). I measured 1.5 and 1.7 mm. It stands more perpendicular and above the anterior root of the second molar. The anterior portion of the outer border of the canal is low. In these features the fossil species much resembles *Galemys* where, notwithstanding the much smaller size, the minimal width of the bar (in 5 specimens) varies between 1.2 and 1.6 mm.

In *D. kormosi* the bar is rather slender (0.9 mm) and stands slightly more inclined than in *D. thermalis*. Seen from the side the posterior border of the infraorbital foramen lies above the

space between m^1 and m^2 , in both recent Water-moles as well as in *D. kormosi*. In the English maxillary it ends further forward, viz. above the posterior mesostyle of m^1 . In *D. thermalis* it ends as far forward as above the space between both mesostyles of m^1 .

The rostral portion of the skull (Pl. VIII, fig. 3) of *D. nehringi* seems to be rather narrow. Although the length of the rostrum is in accordance with the intermediate size of the species about midway between the two recent Water-moles, the transverse

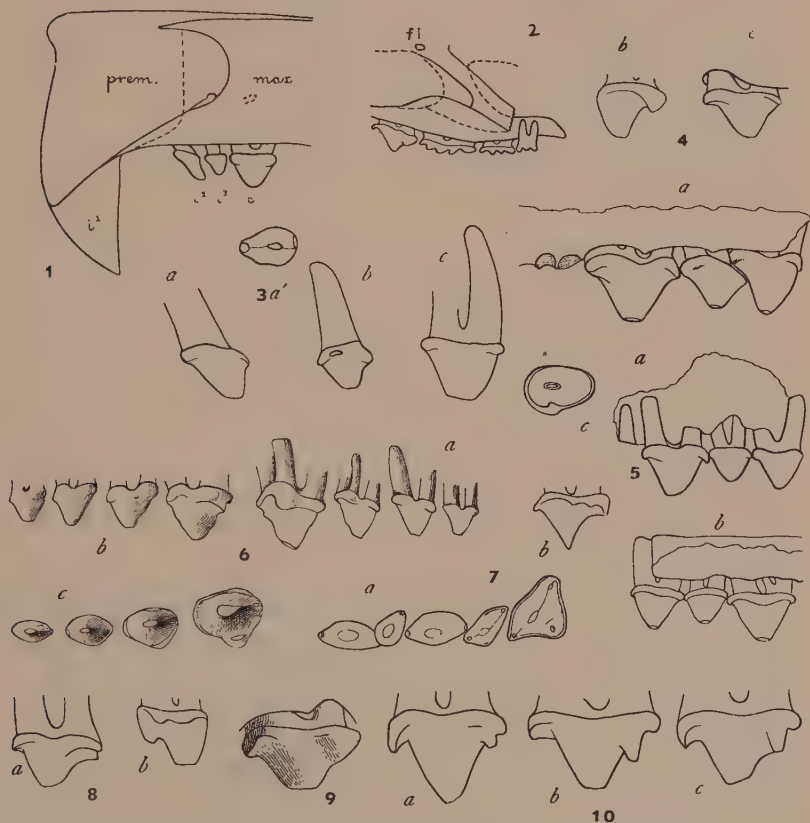


Fig. 1. *Desmana moschata*. Rostrum; $2\frac{1}{2}\times$. ---- Max.-premax. suture in *Galemys pyrenaicus*.
 Fig. 2. *D. mosch. magna*. Max. sin.; ---- of *D. thermalis*; f. l. for. lacrimale in both; $2\times$.
 Fig. 3. *D. mosch. magna*. I2-c sin. (of Pl. VIII, fig. 2); a. I2, ext.; a'. above; b. I3, ext.; c. canine, int.; $5\times$.
 Fig. 4. *D. nehringi*. a. c-p2 sin., int.; Nat. Mus., Bud. 4039. b. p3 dext., ant.; c. ext.; $5\times$.
 Fig. 5. *D. pontica*. a. c-p2 dext., ext.; b. int.; c. p2 above; $5\times$. Geol. Anst., Bud. 5074A.
 Fig. 6. *Mygalea antiqua*. P1-p4 sin.; a. int.; b. ext.; c. above; $5\times$.
 Fig. 7. *Gal. pyrenaicus*. a. c-p4 sin., above; $5\times$. Leiden Mus. cat. c; b. p4 sin., ext., cat. a.
 Fig. 8. *D. kormosi*. a. p4 sin., ext., b. ant. (of textfig. 19); $5\times$.
 Fig. 9. *D. thermalis*. P4 sin., ext. (of textfig. 12); $5\times$.
 Fig. 10. *D. moschata*. P4 sin., ext.; a. Berlin Mus. 33829; b. Leiden Mus., cat. a; c. cat. b.

measurements approach very nearly those in recent *Galemys*. This is not due to some dislocation the specimen has suffered by transverse pressure.

Rostrum	D.mosch. (aver.)	D. nehringi Kiel M. 4039	G. pyr. (aver.)
1. From anterior border of rostrum to p ³ (post.)	18.7	13.8	9.9
2. Length c-p ³	7.9	7.4	4.8
Width at large incisor	9.7	6.0	5.2
Width before canine	9.0	5.8	5.2
Height before canine	6.8	4.2	4.0
Width before m ¹	13.0	10.8	8.0
Height before m ¹	9.0	5.9	4.8
Width of nasal orifice	5.0	3.6	2.8
Length of for. incisivi	5.5	2.8	3.2
Width of palatine between p ¹	5.4	3.2	3.3
Width of palatine between p ³	6.0	3.8	4.0
1 : 2	2.37	1.86	2.06

Compared to the considerable length of the premolars the portion of the rostrum before the canine is extraordinarily short, as are the for. incisivi which, just as in *D. moschata*, extend no farther back than the alveole of i². In recent *Galemys* the foramina are even absolutely longer than in the fossil and they end as far back as the alveole of i³.

Whereas in recent *Desmana* the rostrum distinctly broadens from the canine forwards, in *D. nehringi* and in recent *Galemys* this broadening is negligible, the width being almost the same just before the canines as at the large incisors.

In the fossil skull the opening of a blood-vessel may be observed (KORMOS, 1938, fig. 1) above the anterior root of the canine. A rather broad groove runs from the foramen straight forward. Skulls, not full-grown, of recent *Desmana* show neither foramen nor groove, as both form part of the premaxillo-maxillary suture. When the latter vanishes the groove indicates its former course, forward and somewhat downwards. The foramen at first lying above the canine shifts forwards with the suture, so that in full-grown skulls it is situated above i³ (fig. 1). In *Galemys* the foramen remains above the canine throughout life, and lies at some distance behind the suture, which runs straight upwards, not making a long curve backwards. When a groove is present it runs straight forward.

Although no trace of the suture can be detected in the fossil

rostrum, we may conclude from the place of the foramen and the course of the groove that in these features the fossil rostrum resembles rather that in *Galemys* than the strongly developed rostral end of the recent Desman-skull.

Upper Dentition.

As usual the material of upper teeth is scanty. Of *Desmana m. hungarica*, *D. m. moravica*, *Galemys semseyi* and *Mygalinia hungarica* none at all has been preserved.

SCHMIDTGEN (1925) has given an exhaustive description and comparison of the only preserved, much worn, upper dentition (i^2 , c, p^2 - m^2 dext. and p^2 sin.) of *D. m. mosbachensis*. KORMOS (1930) described upper teeth of *D. thermalis*, and lately (1938) gave a description and figures of some of *D. nehringi* and of *D. kormosi*. FILHOL (1891) described and figured (imperfectly) the upper dentition of *Mygalea antiqua*, and compared it with that of recent *Galemys*.

Of the Forest-Bed Water-mole two much worn dentitions are present, namely one (c- m^2) described and figured by NEWTON (1882), the other gathered later and treated in the present paper. This left upper dentition (Pl. VIII, fig. 2) consists of two portions: No. 6145 with p^4 - m^2 and No. 6145A with i^2 -c. Undoubtedly both fragments belong to the same jaw. Three isolated upper molars are of peculiar value, as they are but slightly, or not at all, worn off.

The characteristic first upper incisor is not known of any fossil Water-mole. However, in the skull fragment of *D. nehringi* their alveoles reveal that these teeth were not so strong relatively as in recent *Desmana* where the rostrum broadens by reason of their great development.

D. m. magna is the only fossil Water-mole in which i^2 and i^3 are both preserved. The anterior and the posterior end of these teeth (fig. 3) are developed into minute cingular cusps, the anterior one slightly larger than the other. A rather sharp edge runs along the fore and the hind slope of the main cusp which is worn off in i^2 . I^3 is pressed somewhat diagonally between i^2 and the canine, so that the contact facet towards i^2 lies at the morphologically exterior side of the crown (fig. 3b). In both teeth a distinct cingulum is absent at the interior side of the crowns which are relatively narrower than in the recent species. This feature can also be observed in the photo of the Mosbach

i² (Pl. VIII, fig. 1). The same holds good for the canine (fig. 3c) in the English fragment, which is furnished with analogous cusplets as the incisors.

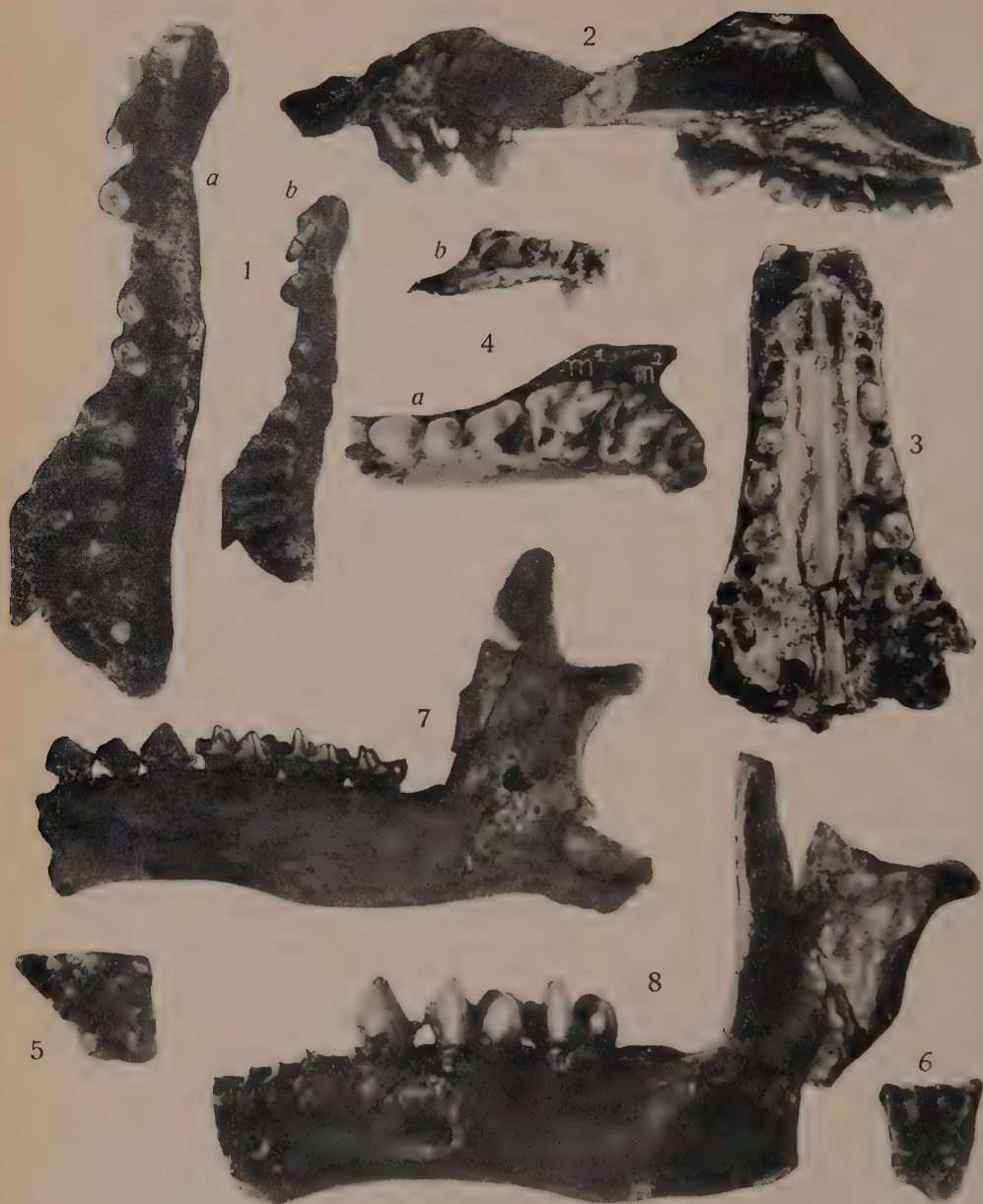
The canine of *D. nehringi* is remarkably high, especially in the specimen 4039 in the Budapest Museum, and thus more caniniform than in later Water-moles, where it is so much elongated as to have attained the size of the second premolar. In the Forest-Bed and in the Mosbach Water-mole, just as in the recent species, it has even surpassed it. In *D. nehringi* the canine is almost as strong as the first premolar; its base has strongly oppressed the base of the latter (fig. 4a). In the skull fragment in the Kiel Museum the teeth are much worn; the canine is only a trifle higher than p¹, but distinctly longer.¹⁾

In *D. pontica* the canine (fig. 5) has a considerable posterior talon and the cingulum is strong along the inner side of the tooth. The anterior cusplet, so distinct in recent *Galemys*, is absent, as in both later species of *Desmana* of which the canine has been preserved.

We shall consider p¹-p³ together. In the English type jaw (NEWTON, 1882, Pl. XVI, fig. 1) their proportionate size agrees with that in the recent Desman. A look at our Table reveals that in *D. m. magna*, as well as in *D. thermalis*, the unicuspidals are no smaller than these teeth in the recent form, whereas the molars are distinctly so.

In *D. thermalis* p¹ is not known, but in the alveole a longitudinal crest points to the double nature of the single root. P² is extraordinarily strong, and furnished with two straddling roots. At the inner side of the posterior root a longitudinal groove betrays its double nature in specimen 4742; in 4743 the groove is absent. The anterior crest of the main cusp is elongated and somewhat concave. This is also the case in the small p³, which is two-rooted, the posterior root showing a vertical groove along the posterior side. Specimen 4743 has only one alveole of p³, with a low crest indicating the fusion of the two roots. Also in the recent Water-mole the roots of this tooth may be more or less fused, and the tooth may resemble p⁴ in appearance by the presence of a distinct outer cingulum along the posterior half, which may develop to a minute exterior cusplet. In other recent

¹⁾ On fig. 1 of KORMOS' paper (1938) the canine has erroneously been drawn smaller than p¹.



- Fig. 1. *D. m. mosbachensis*. Max. dext. with i2-c, p2-m2 (see textfig. 13). a. $3\frac{1}{3}\times$; b. $2\times$, other exposure.
 Fig. 2. *D. m. magna*, Max. sin. with i2-c and p4-m2 (see textfigs. 3 and 11). ext., $4\times$. M 6145.
 Fig. 3. *D. nehringi*, Villány-Kalkberg. Skullfragment with c-p3 (see textfigs. 4b and c).
 Fig. 4. *D. thermalis*. a. Max. sin. (4742, type) with p2-m3 $3\times$; b. max. dext. (4743) with p2, ext.; $1\frac{1}{2}\times$. Ung. Geol. Anst., Bud. (see textfigs. 2, 9 and 12).
 Fig. 5. *D. aff. moschata*, Bergambacht. M1 dext.; $4\times$. (see textfig. 16).
 Fig. 6. *D. aff. thermalis*, Wassenaar. M2 dext.; $4\times$. (see textfig. 23).
 Fig. 7. *D. m. magna*. Mand. dext. with p2-m3, int.; $3\times$. M 6147(8). (see textfig. 39).
 Fig. 8. *D. m. magna*. Mand. sin. with p4-m2, ext.; $4\times$. M 6148(7). (see textfigs. 34 and 53).

skulls the cingulum is absent there, as it also is in the only known p^4 of *D. thermalis*. The outline of this tooth is quadratic with blunt angles, just as in the recent form, where in some specimens the length slightly exceeds the width, while in others the reverse is the case.

The upper premolars preserved of *D. nehringi* are p^1 – p^3 . It is interesting to see that in this smaller species the premolars are even absolutely larger than in the later forms of greater size. P^1 has two, and p^2 three roots, but the posterior inner rootlet of the latter is thin and the bulge of the crown above it is weak. Also p^3 has three roots and is triangular, with rounded angles. Here the bulge above the inner rootlet has the form of a distinct deutercone, which in p^4 will have been still larger and supported by a stronger inner root. The cingulum is not much developed, although somewhat more than in *D. thermalis*, and sharply defined. Along the anterior side of the canine it is distinct, and also on the posterior heel. At p^1 there is only a trace at the posterior end of the tooth, but at p^2 the cingulum also furnishes the posterior end of the outer side, as well as the anterior portion of the inner. P^3 is much smaller than p^2 ; a sharply defined cingulum is only absent at a narrow strip just in the middle of the outer side.

The maxillar fragment with p^4 – m^3 of *D. kormosi* has been broken off through the alveoles of p^3 . Fortunately, besides the hinder alveole also that of an inner root has been preserved, so that it is certain that also in this species p^3 is furnished with 3 roots.

Of *Desmana pontica* c – p^2 have been preserved (fig. 5), and it is of interest to compare them with those teeth of the geologically younger *D. nehringi*. The aspect of the three teeth is distinctly more primitive in the former, all three being more conical and not differing greatly from each other in form: the canine is not much higher than p^1 , the premolars not elongated. P^1 does not look compressed yet, although it is already set slightly obliquely, the anterior end of the crown and the foremost root directed somewhat outward. P^2 is distinctly stronger than the canine, but the difference is not so great as in *D. nehringi*. Along the inner side of p^1 the cingulum is observable, but is not by far so strong as on the neighbouring teeth. The tooth is furnished with a minute cingular cusplet at the fore as well as at the hinder end. The cingulum at the inner side of p^2 makes a curve downwards, forming a bulge, above which a third rootlet can be seen (fig. 5b).

In *Mygalea antiqua* (fig. 6) the enlargement of p^2 has not yet taken place, the premolars increase regularly in size from the front backwards. P^2 has two roots, and the bulge at the inner side is faint. P^3 is three-rooted, and the bulge is distinct. On the three foremost premolars the minute cusplet at each end forms the only distinct remains of the cingulum.

By the form of the narrow elongated p^3 *Galemys pyrenaicus* again stands apart from all other Water-moles known. With the edge along the anterior and a specially sharp one along the posterior slope of the main cusp, both ending in a distinct cusplet, p^3 is an exact copy of the sectorial p^4 (the deuterocone of the latter left out of consideration), to which it stands parallel, and thus diagonally in the jaw (fig. 7a.)

In recent *Desmana* the fourth premolar shows again a considerable variability in form (fig. 10a-c). Besides the main cusp (protocone) there are three smaller cusps, the largest of which (SCOTT's deuterocone) is situated at the inner side, the smallest, at the anterior end of the tooth, is formed by the cingulum there. At the posterior half of the exterior side of the crown another cusp (SCOTT's tritocone) can be observed, connected with the main cusp by a crest which often makes a curve inward. When this crest is high the wearing facets of both cusps soon fuse. Usually this tritocone lies just between the main cusp and the posterior, somewhat elevated, border of the tooth. In some recent teeth, however, this tritocone is very weak, smaller than that at the anterior end, and situated almost at the posterior corner of the tooth. The valley between it and the main cusp is then wide, while the crest is low.

The latter situation also exists in *D. thermalis*, where the tritocone is rather strong and connected with the main cusp by a high sharp crest which runs parallel to the outer border of the tooth and gives it a conspicuous sectorial character still more accentuated by an edge, very blunt it is true, running along the anterior slope of the main cusp. In *Gal. pyrenaicus* only is there a real anterior crest; in the recent and in the English Desman, as in *Desmana kormosi*, the anterior side of the main cusp is conical, as it is in *Mygalea antiqua*.

According to SCHMIDTGEN, p^4 of the Mosbach jaw differs from the recent tooth only by the presence of two secondary cusplets on the posterior cingulum. Also on the English tooth (fig. 11) these two can be observed: the interior one (SCOTT's

tetracone?) is connected with the deuterocone by a low crest and has been worn down to a triangular facet, which touches the elongated facet of the exterior one. At p^4 of the recent skull cat. a two similar minute elevations occur on the hinder cingulum. I could not find them again in *D. thermalis*. The English tooth is rather long in proportion to its width, and becomes narrow anteriorly. The facet at the anterior end of the Mosbach tooth is also distinct in the English one. It is the base of the worn-off broad cingulum.

In *D. thermalis* the posterior outer root is much weaker than the anterior, which is extraordinarily strong. In the recent species the roots are about equal in size. In *D. thermalis* the cingulum is absent at the middle portion of the outer side, round the postero-external corner of the tooth and on the inner cusp. On the English tooth it is weaker, and developed slightly otherwise: anteriorly it ends already at some distance from the deuterocone and the posterior guard is barely perceptible, also at the hinder portion of that cusp, whereas at the outer side of the tooth the cingulum is quite absent except for the anterior end.

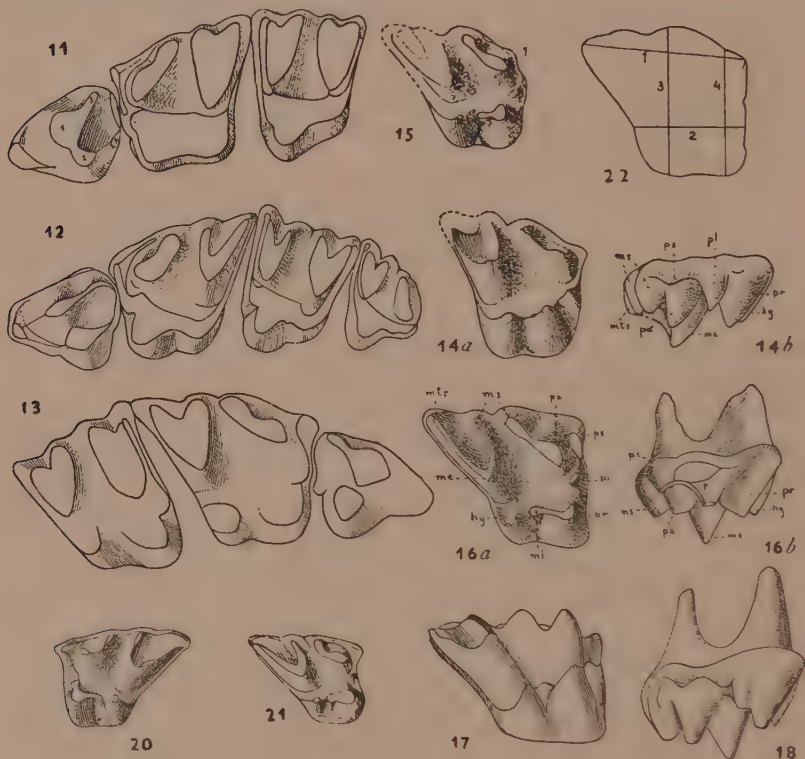
In recent *Desmana* the development in most cases agrees with that of the English form, but in some specimens, just as in *D. thermalis*, a short trace of the cingulum can be observed at the outer side of the tooth, at the base of the then small tritocone (fig. 10a).

In *D. kormosi* the shortness of the p^4 compared to its width is remarkable. The cingulum is strong round the base of the tritocone, and mounts the main cusp for some distance. It is absent only just in the middle of the main cusp and of the deuterocone. Both the latter cusps stand rather independently of each other, although by far not so much so as in *Galemys* with its deep valley between the two cusps. The difference with the sectorial p^4 of the latter is as distinct as is the great resemblance to that of *Desmana* with the rounded anterior slope of its main cusp.

Thus there can be no question about the generic name of this species, since the form of the main cusp of p^4 is the chief feature where by to distinguish the dentitions of *Desmana* and *Galemys*. We shall return to this subject later (p. 287).

P^4 of *Mygalea antiqua* too is different from recent *Galemys* in the conical anterior face of the main cusp. In all features it approaches nearly *Desmana kormosi*. The French tooth, however, is longer and higher, and the anterior slope of the main cusp

almost reaches the anterior end of the tooth, because the cingular cusplet is minute. Also the inner cusp is smaller in relation to the main cusp, as is also the tritocone.



- Fig. 11. *D. m. magna*. P4-m2 sin. (Idem Pl. VIII, fig. 2); 5×. 1, 2, 3 and 4 proto-, deuto-, trito- and tetartocone of Scott.
 Fig. 12. *D. thermalis*. P4-m3 sin.; 5×. Idem Pl. VIII, fig. 4).
 Fig. 13. *D. m. mosbachensis*. P4-m2 dext.; 5×. Details as far as detectable at the foto, Pl. VIII, fig. 1.
 Fig. 14. *D. m. magna*. M1 dext.; a. crownview, b. ant. side; 5×. M 6153.
 Fig. 15. *D. m. magna*. M1 dext., crownview; 5×. M 6144.
 Fig. 16. *D. aff. moschata*. M1 dext.; a. crownview, b. ant. side; 5×. (Idem Pl. VIII, fig. 5).
 Fig. 17. *D. moschata*. M1 dext., int.-post. view; 5×. Berlin Mus. 4467.
 Fig. 18. *D. moschata*. M1 dext., ant. side; 5×. Berlin Mus. 33820.
 Fig. 20. *D. kormosi*. M1 sin., 5×. Coll. Dr HELLER, Heidelberg.
 Fig. 21. *D. pontica*. M1 dext., 5×. Geol. Anst., Bud., 5074B.
 Fig. 22. Outline of m1 dext. of *D. moschata*, measurements indicated. Cat. b, Leiden Mus., 5×.

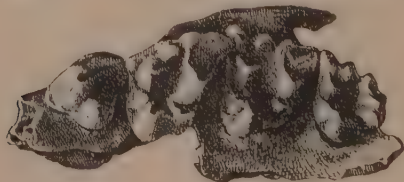


Fig. 19. *D. kormosi*. Left max. fragment with p4-m3, crownview; 5×. Ung. Nat. Mus., Bud., 4045. Drawing made by Mr REDIGER BÉLA, Bud., and kindly lent by Dr KORMOS.

The upper molars of the Water-moles show two V-shaped commissures connecting para- and meta-cone with the four strongly developed styles, the mesostyle being divided into two separated cusps. In this way the high para- and meta-cone are situated halfway the width of the crown. The protocone is of the same size, but the hypocone is weaker and still more so in recent *Galemys*, where it does not exceed the protoconule in size. This will be the reason that MILLER (1912) terms the hypocone in *Galemys* metaconule, and assumes the hypocone to be absent. The occurrence of a real metaconule between the cusps in question and the protocone is the reason that in the present paper it will be termed hypocone, as has been done by OSBORN and by GREGORY. The protocone is distinct in the molars of all Water-moles, and therefore it is rather incomprehensible that it has not been drawn in the figure (69F) of a molar of "Myogale" (evidently m^2 sin. of *D. moschata*) in OSBORN's classic "Evolution of Mammalian Molar Teeth", the more so as DOBSON had already mentioned three internal cusps, of which the "more anterior one is small". The metaconule may be observed in all not too much worn molars of recent *Desmana* as well as of *Galemys*, although it is distinctly incorporated in the crescent of the protocone. In some fossil teeth it is so strongly developed as to equal the protoconule in size (fig. 28). Undoubtedly we have to do here with a real metaconule, although in many teeth, especially in recent *Galemys*, it has been oppressed and separated from the metaconule by the crescent of the hypocone which runs from the top of the latter towards the central basin of the tooth. In *Desmana* this horn is but slightly developed in m^1 and in m^3 , and it is in these molars (e.g. Nos. 4467 and 33829 of the recent Berlin skulls) that the metaconule character of the cusplet is distinct, although not more so than in geologically older forms. In young molars of Water-moles the tritubercular arrangement of the three main and the two secondary cusps is clear, although the triangular form is more or less disturbed by the hypocone.

Too great a value has been set on number and form of the roots of the upper molars in fossil *Desmana*, for also in this respect the individual variety is great in the recent Water-mole. Some molars have their roots grooved at the inner side, in others they are flat, or exhibit even a crest at that place. Sometimes the cross-section of the labial roots is triangular, sometimes it

is ovoid. The large inner root of m^2 shows at the base of its inner as well as of its anterior side a vertical groove, betraying the complex nature of this root as a support of three cusps: the strong protocone, the hypocone and the weak protoconule. This character may be recognized also in the three-lobate form of the alveole (fig. 00). In m^1 is only the impression in the inner side present. SCHMIDTGEN observed a similar groove at the base of the inner root of the Mosbach m^1 in situ. Also here it will fade out to the middle of the root. There can be no question of a bifurcation.

Besides the three main roots the two first molars usually bear a fourth rootlet in the middle of the crown, near to the labial roots. It is sometimes connected with the other roots by more or less distinct crests (fig. 23d).

A strong cingulum runs all along the anterior and the posterior side of the upper molars, beginning at the styles and ending at the protoconule and the hypocone respectively. The only exception is shown by the molars of recent *Galemys* where merely the outer ends are distinct. The absence of the middle portion imparts to these molars a more slender appearance (fig. 24) and renders the spaces between them, into which the high narrow cusps of the lower molars enter, long and wide.

The first upper molar is characterised by the absence of the commissure between the paracone and the parastyle and by the long cutting edge running from the high metacone to the metastyle. In *D. thermalis* the latter is slightly more developed than in the other large forms of *Desmana*, as is obvious from the ratio between the outer length and the width of the tooth (cf. Table I). *D. kormosi* and recent *Galemys* still surpass *D. thermalis* in this respect.¹⁾ A rather strong cingulum connects the protoconulus, the insignificant parastyle and the anterior

¹⁾ In order to judge of the value of the proportional numbers in the fossil teeth the measurements of m^1 in all recent skulls of the Berlin collection not mentioned in Table I are given here:

	33818	4465	33819	33820	692	4467
1. Length, ext.	4.3	4.25	4.5	4.4	4.55	4.6
2. Length across protoconule	2.9	2.85	2.9	3.0	3.0	3.0
3. Width, max.	3.7	3.75	3.8	3.9	4.0	4.0
4. Width, at parastyle	3.35	3.3	3.6	3.3	3.5	3.6
1 : 2	1.48	1.49	1.55	1.47	1.52	1.15
1 : 3	1.16	1.13	1.18	1.13	1.14	1.15
4 : 2	1.16	1.16	1.21	1.10	1.17	1.20

mesostyle. In the three English first molars present the exterior cingulum is barely perceptible, and the parastyle is of so little height as to look merely like a thickening of the cingulum, even in the unworn tooth (fig. 14). A distinct trace of a guard can be found between the bases of the protocone and the protoconule; this is absent in *D. thermalis*, and barely perceptible in the isolated tooth of *D. kormosi*. In the recent teeth it is scarcely indicated, but the cingular portion between para- and meso-style is more strongly developed in some specimens than in *D. thermalis*.

The relatively long cutting edge of m^1 in the latter is in accordance with the rather sectorial character of p^4 mentioned above. *D. m. mosbachensis* and *D. m. magna* approach the recent Desman in the more clumsy appearance of the molars.

M^1 from Bergambacht is a strong tooth (fig. 16; Pl. VIII, fig. 5). Both para- and meta-style are notable. Between proto- and hypocone a trace of the cingulum is perceptible in the form of a minute cusplet. Above it the stronger cusp represents the metaconule. It exhibits a distinct wearing facet, and is united to the crescentic protocone. The posterior guard ends at a minute tubercle on the posterior slope of the hypocone. Moreover, weak traces of the cingulum are found between the protocone and the protoconule, between the three foremost styles and around the metastyle.

On the unworn English tooth the metaconule has been almost quite absorbed into the crescent of the protocone, and likewise the tubercle into that of the hypocone (fig. 14). In the other Forest-Bed tooth the tubercle at the hypocone is absent, but the metaconule is distinct (fig. 15), and its wearing-facet runs over into that of the protocone.

Of *D. kormosi* two specimens of m^1 have been preserved: one in the teeth-row from Beremend (fig. 19) and an isolated one (fig. 20) from the synchronic (Lower Cromerian) deposits of Gundersheim. The latter tooth is the least worn, and somewhat larger than the other. The cingulum is well developed. At the outer side it is low, but absent only along the base of the anterior mesostyle. Minute traces of it between the protoconule, protocone and hypocone can hardly be observed, but in the Hungarian tooth they are distinct. In both the metaconule separates the two inner cusps. It can be seen from the Table that the outer length is great in proportion to the inner length and to the width.

Upper dentition	Desm. moschata				D.m. mosb.		D.m. magna		
	Leiden M.		Berlin M.		Schmidt.		British Mus.		
	cat. a.	cat. b.	33829	4466	1925		6145a	6144	6153
1. Length p^2 - m^3	17.1	16.3	16.1	16.5	—		—		
2. Length p^2 - p^4	7.4	7.2	7.0	—	—		—		
3. Length m^1 (over pl.) - m^3	9.8	9.3	9.2	9.7	—		—		
4. Length of alveoles of i^2 - p^1	7.3	7.2	6.7	6.8	—		7.1		
3 : 2	1.32	1.29	1.31	—					
i^2 { 1. length (along base)	1.6	—	1.8	1.6	1.9		1.7		
2. width	1.3	—	1.1 ⁵	1.1 1.3 ⁵	1.1		1.0		
1 : 2	1.23	—	1.57	1.45 1.18	1.73		1.70		
i^3 { 1. length	1.5	—	1.3	1.5 ⁵	—		1.4		
2. width	1.1	—	1.0	0.9	—		1.0		
c { 1. length	2.4	2.3	2.4	2.5	2.6 ⁵		2.3		
2. width	1.8	1.7	1.7 ⁵	1.8 ⁵	1.9		1.6		
3. height (ext.)	1.7	1.6							
1 : 2	1.33	1.35	1.37	1.35	1.39		1.44		
p^1 { 1. length	1.8 ⁵	1.8	1.7 ⁵	1.8 ⁵	—				
2. width	1.7	1.5 ⁵	1.6	1.6 ⁵	—				
3. height (ext.)	1.2	1.3							
1 : 2	1.09	1.16	1.09	1.12	—				
p^2 { 1. length	2.3	2.2	2.3	2.3 ⁵	2.7 2.1				
2. width	1.7	1.6 ⁵	1.7 ⁵	1.8	2.0 1.9				
3. height (ext.)	1.3	1.4 ⁵							
1 : 2	1.35	1.33	1.31	1.31	1.35 1.11				
p^3 { 1. length	1.8 ⁵	1.7	1.8	2.0	2.0				
2. width	1.9 ⁵	1.8	1.9	2.1	2.0				
1 : 2	0.95	0.94	0.95	0.95	1.00				
p^4 { 1. length (ext.)	3.5	3.3	3.1	3.5	3.2		6145		
2. width (post.)	2.9	2.8	2.6	3.1	2.9		3.2		
1 : 2	1.21	1.18	1.19	1.13	1.10		2.5		
							1.28		
m^1 { 1. length (ext.) (cf. fig. 22)	4.7	4.3	4.4	4.7	4.9		4.0	± 3.5	± 4.0
2. length (across pl.)	3.1	2.9 ⁵	2.9	3.0	—		2.8	2.5	2.8
3. width (max.)	4.3	3.9	3.6 ⁵	4.1	4.1		3.7	3.2 ⁵	3.8
4. width (at parast.)	3.8	3.3	3.3 ⁵	3.6	—		3.0	—	3.0
1 : 2	1.52	1.46	1.52	1.57	—		1.43	± 1.40	± 1.4
1 : 3	1.09	1.10	1.21	1.14	1.19		1.08	± 1.08	± 1.0
4 : 2	1.23	1.12	1.16	1.20	—		1.07	—	1.0
m^2 { 1. length (ext.)	3.6	3.4	3.4	3.6	3.5		6144A		
2. length (across hyp.)	2.7 ⁵	2.6 ⁵	2.7	2.7	—		3.0	± 2.7	
3. width (at mesost.)	4.6	4.4	4.3	4.5	4.5		2.3	2.25	
1 : 3	0.78	0.77	0.79	0.80	—		4.0	± 3.5	
							0.75	—	
m^3 { 1. length (parast.-hyp.)	3.5	3.2	3.3	3.6	—				
2. length (pl.-hyp.)	2.2 ⁵	2.0	2.0	2.5	—				
3. width (ant.)	3.7 ⁵	3.4 ⁵	3.6	3.9	—				
1 : 2	1.56	1.60	1.65	1.44	—				
1 : 3	0.93	0.93	0.92	0.92	—				

utch eeth	D. therm.		D. nehringi		D. kormosi		D. pont.	M. ant.	G. pyr.	Mygat.
	G. Anst. B.		N.M.,B.	Mus.	N.M.,B.	coll.	G.A.,B.	Mus.	Leiden	Mus.
	4742	4743	4039	Kiel	4045	Hellei	5074 A	Paris	cat.b	Basle
	15.0			—					10.4	
	7.1			—					4.2	
	7.8			—					6.2	
	—			5.3					3.5	
	1.10			—					1.48	
				—					0.7	
				—					0.5	
				—					1.40	
				—					0.7 ⁵	
				—					0.5 ⁵	
			1.8 ⁵	1.7			1.3 ⁵		1.5	
			1.2 ⁵	1.2			0.9 ⁵		0.9	
			1.5	1.2			1.0		1.6	
			1.48	1.42			1.42		1.66	
			1.8 ⁵	1.6			1.2 ⁵	1.0 ⁵	1.0 ⁵	
			1.3	1.2 ⁵			0.9 ⁵	0.6 ⁵	0.8 ⁵	
			1.2	1.1			0.9		1.1 ⁵	
			1.42	1.28			1.32	1.62	1.24	
	2.4 ⁵	2.4	2.6	2.5 ⁵			1.8	1.2	1.6	
	1.9	1.7 ⁵	1.8	1.8			1.3	0.8	0.9	
			1.6				1.2		1.1 ⁵	
	1.29	1.37	1.44	1.42			1.38	1.50	1.78	
	1.7 ⁵			2.1				1.3 ⁵	1.5	
	1.8			1.8				1.1	0.8	
	0.97			1.17				1.23	1.87	Cod. 2068
	3.1				2.3 ⁵			1.9 ⁵	2.1	1.3 ⁵
	2.7 ⁵				2.2			1.6	1.7 ⁵	1.0 ⁵
	1.13				1.07			1.22	1.24	1.29
							5074 B			2076
3	4.2				3.2 ⁵	3.5	3.1 ⁵	3.1 ⁵	3.2	2.1
6	2.7				1.9 ⁵	1.9 ⁵	2.0	—	1.9	1.1
7	3.4				2.5 ⁵	2.6	2.5	—	2.3	1.5
5	3.0				2.4	2.3	± 2.6	—	2.1	1.5
65	1.56				1.67	1.79	1.57	—	1.68	1.91
16	1.24				1.27	1.35	1.26	—	1.39	1.40
35	1.11				1.23	1.18	1.08	—	1.11	1.36
ass.										2134
2 ⁵	2.8 ⁵				2.4			2.3	2.4	1.5 ⁵
5	2.3				1.7 ⁵			1.7	1.7	1.0 ⁵
9	3.7				2.7			2.7	2.7	1.8 ⁵
83	0.77				0.89			0.80	0.89	0.84
										Bt. 5024
	2.8				2.1 ⁵			2.0	2.2	1.5 ⁵
	2.0				1.5 ⁵			1.5	1.5	0.8
	2.9				2.1 ⁵			2.1	2.3	1.6
	1.40				1.39			1.33	1.47	1.94
	0.97				1.00			0.95	0.96	0.97

These proportions resemble those in *Galemys*. Also the absolute size is almost the same; the width of the fossil tooth is slightly greater. On the German tooth the roots can be observed. At both outer corners stands a strong root, triangular in cross-section. The inner root is broad and flat. These three roots are connected with each other by a long broad crest along the sides of the crown. So a rather deep, triangular central pit results, in the middle of which a small fourth root occurs, connected with each of the outer roots by a low crest, and to the inner root by a high one.

Also of *D. pontica* m¹ has been saved (fig. 21). The size fairly well agrees with this tooth of *D. kormosi* from Beremend, but the form is slightly different. Notable is the weakness of the hypocone in proportion to the broad protocone. These cones are not separated at the base by a faint inward curve of the outline, as in the later forms of *Desman* where the hypocone has increased in extent, approaching the protocone in size. Also the vertical groove along the flat root above proto- and hypocone, so distinct in the later teeth, viz. in that from Bergambacht and in the Mosbach jaw, does not exist. In this species, too, a fourth rootlet stands in the centre connected by crests with the three large roots. Of the outer roots the anterior is round in cross-section, the posterior elongated, this root being flattened parallel to the long cutting-edge of the metacone.

In the tooth of *D. pontica* the proto- and meta-conule equal each other in size. The cingulum at the outer side of the paracone is sharply defined and high, more so than in any other species. Traces of the cingulum occur at the same places as in the Hungarian tooth of *D. kormosi*.

Unfortunately the inner half of the first upper molar of *Mygalea antiqua* has got lost since FILHOL's description. The outer portion shows the typical separated mesostyles from the anterior of which the cingulum runs forward, forming at the corner of the tooth a rather slender parastyle.

Only on the second molar are the crescents of para- and metacone completely developed. There may be a remarkable difference in the form of the parastyle. In *Myg. antiqua*, *D. kormosi* and the tooth from Wassenaar two separate cusps stand at the anterior outer corner of the tooth, separated by a deep, narrow valley. One is formed by the end of the fore-horn of the paracone, the other, anterior to it, by the cingulum. In *M. antiqua* the cin-

gular cusplet is not yet strong (fig. 27*b*), but in *D. kormosi* and in the Dutch tooth (fig. 23*c*) it is so thick that it oppresses the other from the exterior border of the tooth and projects outward. When viewed from the outer side there are 5 cusps, and on the crown surface this corner of the tooth in this way protrudes distinctly outwards beyond the other styler cusps. In some lesser degree this may also be observed on the much worn tooth of the dentition of *D. thermalis*. On the contrary, in the English form and in recent *Desmana*, four exterior cusps lie in a straight line, and the cingular cusp, though always detectable, is but weak. In *Galemys* it has completely fused with the other cusplet of the parastyle, and only 4 cusps are to be seen at the exterior side; the two outer are stronger and more protruding than both inner ones, which are thin and sharp.

Like the parastyle, also the metastyle although to a less degree, betrays a double nature, but here the cingulum component increases nowhere so much as to oppress the other cusplet.

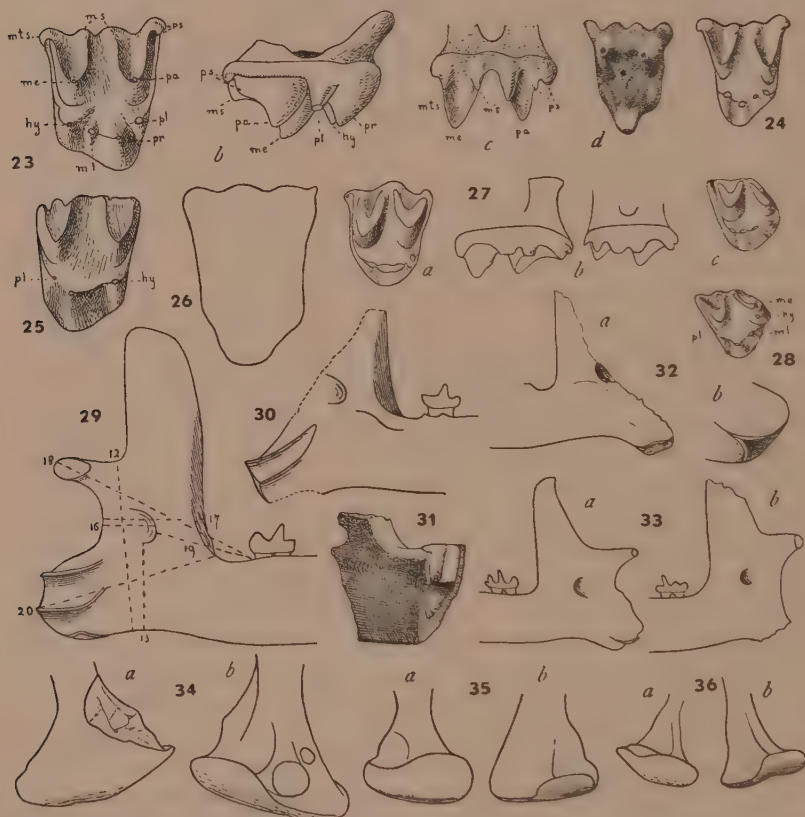
In *M. antiqua* the mesostyle of m^2 is not yet so completely divided as in the later species, the valley between the two cusplets is not yet so deep as that separating the mesostyle from the para- and meta-style (fig. 27*b*).

M^2 , in *Myg. antiqua*, *D. kormosi* and the Dutch tooth, shows yet another typical character, viz. the presence of a rather strong metaconule.¹⁾ In consequence of this the interior portion of the tooth is of considerable ant.-posterior extent, and the tooth looks rather square. FILHOL: "les molaires offrent sur le Desman de Sansan, vues par leur couronne, une forme plus carrée que sur le Mygale des Pyrénées". It is in the latter that the hypocone is almost as small as the protoconule, and thus the tooth is more pentagon. With regard to the weak development of the hypocone in *Myg. antiqua* I may refer to what has been written about this cusp on m^3 below.

The third molar has only been preserved (and that in one specimen) in *Myg. antiqua*, in *D. kormosi* and in *D. thermalis*; in the last it is much worn off. In *Myg. antiqua* the para- and metacone are equally strong. The horn from the latter to the mesostyle is as long as are both horns of the paracone. The hypocone is

¹⁾ Unfortunately in the drawing of the max. fragment with p^4 - m^3 of *D. kormosi* (fig. 19) the shadow of the protocone falls upon this interesting portion of the tooth.

a small conical cusp separated by a groove from the high metacone. As on m^2 at the place of the parastyle two small cusplets stand side by side. The inner cusps are less independent of each other than in *D. kormosi* where, between the protocone and the



- Fig. 23. *Desmana* aff. *thermalis*, Wassenaar. M2 dext.; crownview, b. ant., c. ext.; 5 \times , d. rootside, 3 1/2 \times . (Idem Pl. VIII, fig. 6).
 Fig. 24. *Galemys pyrenaicus*. M2 sin., crownview; 5 \times . Cat. b, Leiden Mus.
 Fig. 25. *D. magna*. M2 sin., crownview (damaged ext.); 5 \times . M 6144A.
 Fig. 26. *D. moschata*. Outline of m2 sin., crownview; 5 \times . Cat. a, Leiden Mus.
 Fig. 27. *Mygalea antiqua*. a. M2 sin., crownview; b. m1 and m2 sin., ext.; c. m3 sin., crownview; 5 \times .
 Fig. 28. *D. kormosi*. M3 sin. of textfig. 19; 5 \times .
 Fig. 29. *D. moschata* P. Hinder portion of left lower jaw, int.; 2 \times . Cat. b, Leiden Mus. The dotted lines indicate some of the measurements given in Table II.
 Fig. 30. *D. m. moravica*. Mand. fragment, sin., int.; 2 \times . Mus. Brno, 3s.
 Fig. 31. *D. aff. thermalis*. Mand. fragment, sin., int.; 2 \times .
 Fig. 32. Angular processes of right lower jaws, int.; a. of *D. kormosi*; 2 \times . Detail of Pl. X, fig. 3; b. of *D. nehringi*; 4 \times . Detail of Pl. IX, fig. 11.
 Fig. 33. Mand. fragm., int.; 2 \times ; a. *Gal. pyren.*, Cat. c, Leiden Mus.; b. *Gal. semseyi*, type.
 Fig. 34. *D. m. magna*. Left condylar process; a. above, b. below; 5 \times . Detail of Pl. VIII, fig. 8.
 Fig. 35. *D. nehringi*. Right idem; a. above, b. below; 5 \times . Detail of Pl. IX, fig. 11.
 Fig. 36. *Mygalinia hungarica*. Idem; a. above, b. below; 5 \times . Detail of Pl. X, fig. 7.

protoconule, there is a sharp vertical groove, at the base of which lies a remnant of the cingulum just as between the protocone and the metaconule. In the French species, as in *D. thermalis* and in both recent Water-moles, there is no trace of a cingulum at the inner side of the tooth.

In *D. kormosi* only one cusp forms the parastyle, the hypocone is proportionately strong and the metaconule distinct. In recent *Galemys* the hypocone is an insignificant cusplet, and the form of the tooth is triangular, with a long anterior side. In recent *Desmana* the hypocone is stronger, and a distinct cingulum runs from it round the metacone. This cingulum portion I did not find in the fossil last molars preserved, where the metacone is much weaker than the paracone, and its single horn shorter than those of the paracone. In none of them is the hypocone so small as in *Myg. antiqua* or so independent, since in all other species it forms one crest with the single horn of the metacone, and thus shares in forming the posterior side of the molar.

Fossil lower Jaws and Teeth examined:

Text figures 29-64; Pl. VIII, figs. 7, 8; Pl. IX, Pl. X, figs. 1-7.

Desmana moschata hungarica, Puskaporos Cave.

Ob/5380 Left ramus with p_2 - m_3 (very much worn), and alveoles of all other teeth; ascending ramus lacking the processes. (KORMOS, 1914, figs. 1-4). Pl. IX, fig. 5; text figs. 52, 58.

Desmana moschata magna.

- M 6147 Right ramus with m_1 (very much worn) and alveoles of all the other teeth. Pl. IX, fig. 1.
- M 6148 (7) Left jaw with p_4 - m_2 (slightly worn), alveoles of p_1 - p_3 and of m_3 , and ascending ramus with complete condylar process and portion of coronoid process. Pl. VIII, fig. 8; text figs. 34, 53a.
- M 6147 (8) Right jaw with p_2 - m_3 (moderately worn) and ascending ramus with coronoid and angular processes damaged. Pl. VIII, fig. 7; text fig. 39.
- M 6148 Left ramus with p_3 - m_3 (slightly worn) and alveoles of c - p_2 . Fig. 57.
- M 6146a, b Portions of two rami without teeth.
- M 15150 Fragment of right ramus with p_4 and portion of m_1 (scarcely worn).

Desmana moschata moravica.

- 1d Right ramus with m_1 (much worn) and alveoles of i_3-m_3 (STEHLÍK, Pl. VI, fig. 22).
- 2d Right ramus with p_4 and m_1 (moderately worn) and alveoles of p_1-m_3 . Fig. 60a.
- 3d Right ramus with alveoles of $c-m_2$.
- 4d Right ramus with m_2 (scarcely worn) and alveoles of m_1 and m_3 . Fig. 60b.
- 1s Left ramus with p_2-p_3 and m_1-m_3 (much worn) and alveoles of c , p_1 and p_4 (STEHLÍK, Pl. VI, fig. 21). Fig. 44b.
- 2s Left ramus with the alveoles of p_3-m_3 .
- 3s Left ramus with m_2-m_3 (moderately worn) and portion of angular and of coronoid process (STEHLÍK, Pl. VI, fig. 23). Fig. 30.
- 5s Left ramus with p_4-m_3 (scarcely worn) and alveoles of $c-p_3$.
- 6s Left ramus with i_1-i_2 and p_4-m_2 (very much worn). Pl. IX, fig. 6.

Desmana moschata mosbachensis.

- 144A Hinder portion of right jaw with part of condylar and of angular process.
- 144B Right ramus with the alveoles of p_2-m_3 .

Desmana thermalis.

Ung. Geol. Anst., Bud.:

- Ob/4743A Right jaw with p_4-m_1 (slightly worn), alveoles of all the other teeth and ascending ramus with damaged processes. Pl. IX, fig. 2; text figs. 45b, 51.
- Ob/4743B Left jaw with m_2-m_3 (slightly worn), alveoles of all other teeth and part of angular and of coronoid process. Figs. 45a, 61.
- Ob/4743C Fragment of right jaw with i_1-i_2 , p_2 (moderately worn) and alveoles of the other unicuspid. Pl. IX, fig. 3.

Naturhist. Mus., Basle:

- U.P. 607 Left jaw with p_2-m_1 (much worn) and almost undamaged ascending ramus. Pl. IX, fig. 4.
- U.P. 477 Fragment of right ramus with m_2 (much worn).

Desmana aff. thermalis, Wassenaar. Geologische Sticht., Haarlem:Fragment of left ramus with hinder alveole of m_3 . Fig. 31.

Desmana nehringi.

Ung. Geol. Anst., Budapest:

- Ob/3680 Hinder portion of right ramus with m_2 and m_3 (slightly worn).
 Ob/4739A Hinder portion of left ramus with alveoles of m_2 and m_3 .
 Ob/4739B Left ramus with alveoles of p_4 - m_3 .

Zool. Sekt. Ung. Nationalmus., Bud.:

- 3876 Right jaw with p_2 - m_3 (moderately worn). Villány-Kalkberg. Pl. IX, fig. 7; text fig. 62a.
 3952 Left jaw with p_3 - p_4 and m_2 - m_3 (scarcely worn), alveoles of c - p_2 and almost undamaged ascending ramus, Beremend. Pl. IX, fig. 9.
 4039 Fragment of left jaw with i_1 - i_2 and p_2 - p_3 (moderately worn), Villány-Kalkberg. Pl. IX, fig. 8, text fig. 41.

Naturhist. Mus. Basle:

- U.P. 724 Left ramus with p_2 - m_3 (moderately worn).
 U.P. 726 Right jaw with m_1 - m_3 (slightly worn) and undamaged angular and condylar processes.
 U.P. 77 Fragment of left ramus with m_1 - m_2 (moderately worn).

Geol. Pal. Inst. and Mus. Univ., Kiel:

Left jaw with p_3 - m_3 (scarcely worn), Vill.-Kalkb. (KORMOS 1938, fig. 3).

Coll. KORMOS, Budapest:

- 1 Right undamaged jaw (juv.) with the alveoles of all teeth, Vill.-Kalkb. Pl. IX, fig. 11, text figs. 32b, 35.
 2 Fragment of left jaw with m_1 (moderately worn). Beremend.

Coll. SCHREUDER, Amsterdam:

Left jaw p_3 - m_3 (scarcely worn) and ascending ramus with damaged processes. Vill.-Kalkb. Pl. IX, fig. 10; text figs. 44a, 50, 62b.

Galemys semseyi.

- Ob/4752 Right ramus with p_4 - m_3 (moderately worn), ascending ramus damaged at the extremity of the angular and of the coronoid process. Type. (KORMOS 1913, Pl. VI, fig. 2) Pl. X, fig. 5; text figs. 33b, 49, 64.

Desmana kormosi.

Zool. Sekt. Ung. Nat. mus., Bud.:

3953 Right ramus with m_2 (moderately worn), and alveoles of the other teeth. Beremend. Pl. X, fig. 3; text fig. 32a.

Coll. KORMOS, Bud.:

- 2 Left ramus with p_4-m_1 and m_3 (moderately worn) and alveoles of the other teeth. Beremend. Pl. X, fig. 2; text figs. 48b, 55d.
- 3 Left ramus with p_4-m_2 (scarcely worn) and alveoles of the other teeth. Beremend. Fig. 55.
- 4 Left ramus with p_2 , p_4 , m_2-m_3 (hardly worn) and alveole of p_1 . Co-type. Csarnóta. Pl. X, fig. 1; text figs. 40, 48b.
- 5 Hinder fragment of right jaw with condylar process.

Desmana pontica.

- Ob/5074C Left fragment with $c-p_2$ (slightly worn) and roots of i_1-i_3 and p_3 . Co-type. Fig. 42.
- Ob/5074D Left fragment with m_2 (damaged, moderately worn) and alveoles of p_4 and m_1 .
- Ob/5074E Right fragment with m_2 (moderately worn) and alveole of m_3 .
- Ob/5074F Right isolated m_2 (slightly worn). Fig. 63.

Mygalinia hungarica.

- Ob/5069A Posterior half of right jaw with the alveole of m_3 , lacking coronoid process, slightly damaged at angular process. Type. (KORMOS 1913, échantillon No. 5, Pl. VII, fig. 2) Pl. X, fig. 7; text fig. 36.
- Ob/5069B Right ramus with p_4-m_3 (moderately worn) and alveoles of p_2 and p_3 . (KORMOS 1913, échant. No. 1, Pl. VII, fig. 3.) Pl. X, fig. 6; text figs. 47, 54.
- Ob/5070A Left ramus with p_4-m_3 (slightly worn). (KORMOS 1913, échant. 3 + 6.) Fig. 46.
- Ob/5070B Left ramus with m_1-m_3 (moderately worn). (KORMOS 1913, échant. 2.)

Mygalea antiqua.

Right ramus with i_2 , c , p_1 , p_3-m_3 (moderately worn) and roots of i_3 and p_2 . At m_1 the endoconid has been broken off, at m_2 the metaconid. Fig. 43.

The largest lower jaw in the material is that of *D.m.hungarica* (Pl. IX, fig. 5) from a Magdalenian cave in Puskaporos (KORMOS

1914). It is an especially strong and high ramus which surpasses in size all fossil as well as all the recent specimens measured by SCHMIDTGEN and by the present author. The foramen mandibulare lies rather high and backward; thick muscle attachments can be observed before and behind it. Number and place of the mental foramina agree with those of the recent form.

Two portions of right rami of the Mosbach Desman, without teeth, have been preserved. One is a hinder fragment (144A) and as large as strong specimens of recent *Desmana*. It consists of the ascending ramus only, the corpus of which is rather low, and the foramen situated relatively somewhat higher and more forward than in recent specimens.

The other fragment (144B) is the horizontal ramus, broken off through the alveole of p_1 and posteriorly behind m_3 . The alveoles are conspicuously wide as compared with the height and thickness of the jaw. This points to a young specimen and so does the fact that the alveoles do not contain any fragment of root. In older jaws, namely, the roots thicken, so that they become more and more fixed in the sockets. Just as in the recent form, the alveoles of p_3 are narrower than the others and stand diagonally in the jaw. The hind root is most reduced and pushed out of the row in outward direction. Only two large for. mentalia are present, one beneath the anterior root of m_1 , and one beneath p_4 . In the recent jaws there are usually more.

Whether the almost equal height of the ramus at different spots may be considered a primitive character (SCHMIDTGEN, p. 138) I doubt, because some recent jaws (cat. a, Leiden) demonstrate just the same. Behind m_1 the fossil jaw is noticeably thick.

A look at Table IIa reveals that *D. m. magna* not quite reaches the size of the full-grown Mosbach Desman (144A), nor that of the recent species. NEWTON measured 26.5 mm from the anterior point of the large incisor to the end of m_3 in the English specimen figured on his Pl. XVI, fig. 2. As I presumed this number to be incorrect, Miss BATE, at my request, kindly measured the distance again and found it to be 25.0 mm; in the largest recent jaw I saw it is 26.2, in the smallest 25.6 mm (No. 33829, coll. Berlin).

In all 4 English jaws at hand two for. mentalia occur, just as in the Mosbach jaw, and at the same place. They are conspicuously large, occupying the middle third of the height of the jaw. Also the type jaw figured by OWEN and that figured by

NEWTON show only two mental foramina. (The foramen-like pit seen in the latter figure beneath the alveole of the canine is the concave bottom of the alveole of the large i_2 , which has been broken open. The same situation may be observed in fig. 1, of Pl. IX of the present paper.) NEWTON's words: "the foramina are similarly situated as in the recent species" reveals that his recent material was scanty, for the occurrence of only two foramina is an exception here.

Directly behind the posterior foramen the lower border of the jaw makes a curve downward rather suddenly, so that its lowest point lies beneath m_2 (Pl. VIII, figs. 7 and 8). In the recent Desman this curve is more elongated, the lowest point situated beneath, or even behind, m_3 . The jaws are scarcely higher and thicker behind m_1 than behind m_3 .

A great portion of the ascending ramus has been preserved in the specimen M 6147 (8) and M 6148 (7) (Pl. VIII, figs. 7 and 8). In both jaws the mandibular foramen lies relatively low. On the whole the resemblance with the recent jaw is strong, but the lowest point of the inferior border lies somewhat further back in the latter, and slight differences may be observed in the form of the condylar process, which is perfectly complete in M 6148 (7) (fig. 34). Seen from above, the process is considerably broadened by a large shallow muscle impression at the medial side just before the condyle. This broadening forms a sharp, horizontal crest on the inner surface of the process. At the under side a well-defined, round muscle-attachment and a small one anterior to this latter, lie at the outer side of the cylindrical portion of the condyle. In the recent jaw a broadening crest is absent, or at best merely indicated, and the large muscle attachment at the underside extends farther inward, and thus also lies in front of the cylindrical portion of the condyle.

The angular process has been preserved in M 6147 (8). It lacks only the upper border down to the superior crest on the inner side. The crests are rather short, and fade out before meeting. The top of the coronoid process has been broken off at the same level in both specimens. As far as preserved the posterior border of the process in M 6147 (8) is undamaged, as is the anterior in M 6148 (7).

The lower jaws of *D. m. moravica* are nearly equal in size to the English specimens. Whereas in *D. m. magna* the jaw is slightly



- Fig. 1. *D. m. magna*. Mand. dext. with m_1 , ext.; 4 \times . M 6147.
 Fig. 2. *D. thermalis*. Mand. dext. with p_4 and m_1 , ext.; 3 \times . U. G. A., Bud. 4743A. (see textfigs. 45 and 51).
 Fig. 3. *D. thermalis*. Mand. dext. with i_1 , i_2 and p_2 , ext.; 3 \times . Ibid. 4743C.
 Fig. 4. *D. thermalis*. Mand. sin. with p_2 - m_1 , int.; 1 $\frac{1}{2}\times$. Nat. Hist. Mus., Basle, 607.
 Fig. 5. *D. m. hungarica*, Puskaporos Cave. Mand. sin. with p_4 m_2 , int.; 1 $\frac{1}{2}\times$. U. G. A., Bud., 5380. (see textfig. 58).
 Fig. 6. *D. m. moravica*. Mand. sin. with i_1 , i_2 , p_2 - m_3 , ext.; 3 \times . Landesmus., Brno., 6s.
 Fig. 7. *D. nehringi*, Vill.-Kalkb. Mand. dext. with p_4 - m_2 , ext.; 3 \times . U. N. M., Bud. 3876. (see textfig. 62a).
 Fig. 8. *D. nehringi*, Vill.-Kalkb. Mand. sin. with i_1 , i_2 , p_2 and p_3 , ext.; 3 \times . Ibid. 4039. (see textfig. 41).
 Fig. 9. *D. nehringi*, Beremend. Mand. sin. with p_3 , p_4 , m_2 and m_3 , int.; 3 \times . Ibid. 3952.
 Fig. 10. *D. nehringi*, Vill.-Kalkb. Mand. sin. with p_3 - m_3 , int.; 3 \times . Coll. A. S., Amst. (see textfigs. 44a, 50 and 62b).
 Fig. 11. *D. nehringi*, Vill.-Kalkb. Mand. dext. (juv.), int.; 3 \times . Coll. K., Bud. 1. (see textfigs. 32b and 35).

higher and thicker behind m_1 , the Moravian jaws (the very strong 2s excepted) are highest behind m_3 , but remarkably thin there. The lowest point of the horizontal ramus lies farther back than in the English jaws, viz. below, or even behind m_3 (Cf. STEHLÍK, Pl. VI, figs. 21-23). Anteriorly the lower border of the jaw makes a sudden curve downward to the posterior end of the symphyse, where the alveole of the large i_2 ends. The Moravian jaws therefore are distinctly higher behind c than behind p_2 , a feature less pronounced in the other forms. It may point to the existence of a very strong azygos muscle. The mandibular foramen is situated at a relatively great distance from the lower border of the jaw, just as is the case in the Mosbach specimen. The number of the mental foramina is variable, as in the recent Desman: in some jaws there are two, in others there are three, caused by the division of the posterior foramen into two openings, one beneath the anterior root of m_1 , the other beneath p_4 , p_3 or p_2 . In one specimen (2s) the latter foramen has divided again into two small openings connected by a groove.

In the jaw 3s a portion of the ascending ramus with the angular process has been preserved. The crests on the inner side form a sharp angle, meeting each other nearer to the mandibular foramen than in the recent species.

The jaw of *D. thermalis* is of similar size ¹⁾ as those of the English and the Moravian Desman, but the height at the symphysial region is relatively less. As in the English jaws there are two large mental foramina in all the specimens preserved, and the height of the ramus is almost the same behind m_1 and m_3 . The course and the strength of the crests at the inner side of the rather elongated angular process is variable, as in the recent Desman. In specimen B the direction of the crests and their junction near to the mandibular foramen agrees in every respect with 3s from Stránská Skála (fig. 30). In specimen A the crests are shorter and higher and run almost parallel; they fade out before meeting, thus a situation similar to that in the English jaw. In the old, strong specimen in the Basle Museum the crests are very high at their posterior ends and at the place

¹⁾ The statement that the distance from the posterior border of the alveole of i_2 to the posterior border of the condylus (KORMOS 1930, p. 9) is 38 mm, will be a misprint. Probably it should be 33 mm. The fact that the author had only one recent specimen in hands has led him to suppose features being typical for the fossil, which do also occur in a richer recent material.

of junction a low, short, third crest may be observed. However, in all three jaws of *D. thermalis* where the angular process has been preserved the crests are longer and lie somewhat nearer to each other than in the only English jaw where the angular process is present. In *D. thermalis* the ant.-post. diameter of the ascending ramus is relatively larger than in the species treated above.

The fragment of the hinder portion of a left mandibular ramus of *Desmana* aff. *thermalis*, from Wassenaar, shows the alveole of m_3 and the base of the coronoid process with the anterior border of the mandibular foramen. A comparison of the measurements in Table II reveals that with respect to the height behind m_3 the fragment might belong to 5 of the large forms of Desman. However, the relatively great flatness brings it nearest to *D. m. moravica* and to *D. thermalis*. It is especially with the latter that the resemblance in form is strong, firstly, in the sharpness of the lower border of the jaw where the conspicuously flat inner and outer wall meet; secondly, in the place of the mandibular foramen near to the anterior border of the coronoid process. The short distance (only 3.8 mm) between the posterior border of the alveole of m_3 and the anterior border of the foramen is so different from the situation in all other forms of the same size that this fragment cannot be referred without more to one of them.

The lower jaws of *Desmana nehringi* can easily be distinguished from those mentioned above by their smaller size, and by the absence of the upper, and the shortness of the lower, crest on the inner side of the angular process. On the outer side of the process the sole crest is even somewhat stronger relatively, and higher than in the larger forms. This may be an indication that the digastricus muscle is of a similar "great size" (DOBSON) as in recent *Desmana*, whereas the pterygoideus has not yet reached the extent of that in the recent form with its large pterygoid crests on the angular process and its wide pterygoid fossae in the skull. (In recent *Galemys* there is no trace of those crests on the inner side, and the pterygoid fossae of the skull are so insignificant that their existence was denied by DOBSON).

The complete coronoid process has been preserved in two specimens (Pl. IX, figs. 9 and 11). The vertical distance from the top to the lower border of the jaw is 14.7 mm in the adult, and 12.6 mm in the young jaw. In the adult jaw this distance is equal to that from the posterior border of the ascending ramus to the front of m_1 . In the recent large Desman this distance

reaches to the middle of p_4 , in recent *Galemys* to the front of m_2 . This ratio appears to be quite constant in both recent Water-moles. In the jaw figured by KORMOS (1938, fig. 4) the top of the process has been broken off.

Just as the type jaw, a small fragment of a strong jaw in the KORMOS collection shows a wide foramen at the usual place beneath m_1 , but there is none beneath p_4 , so that the number of the mental foramina in both objects will have been two. In all the other specimens it is three or four. In the latter case three of them lie beneath p_4 and m_1 . On the whole the lower jaw has the same outline as in *D. thermalis*, although the horizontal ramus is relatively rather lower and the corpus of the ascending ramus somewhat higher. Moreover, the region of the premolars is relatively slightly larger.

The details of the condylar process in recent *Desmana* show a fairly great variability. In the three specimens of *D. nehringi* where the condylus has been preserved, it is a rather well-defined slender spool. The condylar process makes an angle of almost 90° with the axis of the horizontal ramus. Sharply defined muscle attachments, such as have been described above of *D. m. magna*, cannot be observed.

The remarkable weakness of the type jaw (KORMOS, 1913, p. 146), which shows behind m_3 quite the same height (3.5 mm) and thickness (1.8 mm) as full-grown jaws of *D. kormosi*, is quite astonishing, since the figure exhibits distinct wearing facets at the cusps of both teeth. Thus there can be no question of a young jaw. The measurements of the teeth given (p_4 : 2.3 mm long and 1.5 mm broad; m_1 : 3.0 mm long and 2.5 mm broad) fairly well agree with *D. nehringi* (cfr. Table III). Unfortunately the type specimen cannot be found in the Natural History Museum in Vienna, so that a closer examination of the object is impossible.

Of *D. kormosi* condylar and coronoid process are unknown. The angular process is fairly well complete in one specimen (Pl. X, fig. 3). It shows on the outer side a sharp and rather long crest, just as in *D. nehringi*. On the inner side no longitudinal crest exists, but the extremity of the process is furnished with a short ridge at some distance from the border.

In recent *Galemys*, on the inner side of the short and broad angular process no crest can be observed, but on the outer side the crest is very short and low.

Mandibula I	Desm. mosch.			D.m. hung.	Desm. mosch. magna					
	Leiden Museum		Berlin Mus.		British Museum					
	cat. a	cat. b.	33829		6147	6148(7)	6147(8)	6148	6146a	614
1. Length alveoles p ₁ - m ₃	18.3	17.7	16.8	18.4	16.8	15.7	15.8	15.8	-	-
2. Length alveoles m ₁ - m ₃	10.0	9.6	9.4	10.6	9.1	8.5	8.5	8.7	-	-
3. Height jaw (inter.) behind c	5.9	5.6	5.6	6.1	5.3	5.2	-	5.0	-	-
4. Height jaw (inter.) behind p ₂	5.4	5.0	5.0	6.0	4.9	5.0	5.0	4.9	-	-
5. Height jaw (inter.) behind p ₄	5.4	5.5	4.9	5.8	4.8	4.8	4.6	4.9	-	-
6. Thickness there	2.4	2.3	2.1	2.5	2.3	2.1	2.1	2.1	-	-
7. Height of jaw (inter.) behind m ₁	5.4	5.7	5.0	5.7	5.2	5.0	4.8	5.3	4.9	-
8. Thickness there	2.9	2.6	2.7	3.0	2.6	2.5	2.4	2.5	2.5	-
9. Height of jaw behind m ₃	5.7	5.4	5.0	6.0	5.1	4.9	4.7	5.1	4.8	4.5
10. Thickness there	2.7	2.6	2.4	2.5	2.5	2.4	2.3	2.4	2.4	2.4
11. Width of condylus	4.9	4.9	4.4	-	-	4.3	-	-	-	-
12 ¹⁾ Incisura vasorum-incis. mandib.	12.0	11.3	10.9	-	-	-	10.4	-	-	-
13. Incis. vas.-for. mand.	5.7	5.5	5.0	6.5	-	-	4.5	4.5	-	-
14. Post. border of jaw-ant. border alv. p ₁	27.6	26.9	25.5	-	-	23.3	23.5	-	-	-
15. Post. border of jaw-post. border alv. m ₃	9.3	9.5	8.8	-	-	-	8.0	-	-	-
16. Post. border of jaw-ant. border for. mand.	4.3	4.0	4.0	-	-	-	3.6	-	-	-
17. Post. border of jaw-ant. border asc. ramus	6.8	6.7	6.5	-	-	5.8	5.9	-	-	-
18. Post. border alv. m ₃ -condylus (post.)	13.7	13.6	12.9	-	-	-	12.0	-	-	-
19. Post. border alv. m ₃ -ant. border for. mand.	5.4	5.4	4.9	6.1	-	4.9	4.5	-	-	-
20. Angulus mand.-proc. ang. (post.)	12.0	12.1	1.17	-	-	-	10.2	-	-	-
1 : 2	1.83	1.84	1.79	<u>1.74</u>	1.85	1.86	1.85	1.82	-	-
relative height of jaw $\left(1 : \frac{4+5+7}{3}\right)$	3.39	3.28	3.38	<u>3.16</u>	3.40	3.18	3.29	3.14	-	-
9 : 10	2.11	2.08	2.08	<u>2.40</u>	2.04	2.04	2.04	2.12	2.00	2.00
12 : 17 (relative height of asc. ramus)	1.82	1.69	1.68	-	-	-	1.76	-	-	-
12 : 13 (rel. place of for. mand.)	2.11	2.05	2.18	-	-	-	<u>2.31</u>	-	-	-
17 : 16 (rel. place of for. mand.)	1.58	1.67	1.62	-	-	-	1.64	-	-	-
19 : 16 (rel. place of for. mand.)	1.25	1.35	1.23	-	-	-	1.25	-	-	-
17 : max. height of hor. ramus	1.18	1.18	1.30	-	-	1.18	1.23	-	-	-

1) cfr. textfig. 29

Desmana moschata moravica									D. m. mosb.		D. aff. therm.	Desmana thermalis				
Mährisches Landesmuseum Brno									Mainz Mus.			Geol. Anst. Bud.			Basle Mus.	
1	2 d	3 d	4 d	1 s	2 s	3 s	5 s	6 s	144A	144B		A	B	C	607	477
	15.8	juv.	—	15.1	—	—	16.0	—	—	juv. ± 16.8	—	16.1	16.1	—	15.8	
8	8.7	—	8.9	8.3	9.0	8.4	8.8	—	—	9.0	—	8.9	8.9	—	8.9	
4	5.0	5.0	—	5.0	—	—	—	5.3	—	—	—	4.8	4.8	4.9	5.0	
	4.3	4.8	—	4.4	—	—	5.1	4.8	—	4.7+	—	4.7	4.7	4.8	5.0	
9	4.4	4.7	—	4.3	5.2	—	4.9	4.9	—	4.8	—	4.6	4.9	—	5.0	
4	2.2	2.0	—	2.2	2.3	—	2.5	2.4	—	2.1	—	2.0	2.3	—	2.4	
3	4.6	4.7	4.5	4.5	5.3	4.8	5.0	4.8	—	4.8	—	4.8	5.0	—	5.1	
6	2.6	2.4	2.6	2.5	2.7	2.5	2.8	2.6	—	2.8	—	2.6	2.6	—	2.8	2.5
0	5.2	—	5.1	4.8	5.1	5.1	5.3	—	5.4	5.0	5.0	4.9	5.0	—	5.2	4.9
4	2.3	—	2.4	2.1	2.4	2.2	2.3	—	2.6	2.5	2.2	2.4	2.3	—	2.7	2.2
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	10.7	—	—	10.1	—	—	9.8	
	5.4	—	—	5.0	—	5.7	5.0	—	5.5	—	5.0	—	—	—	4.9	4.9
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	24.1	—	23.5	
	—	—	—	—	—	—	—	—	9.3	—	—	8.3	—	—	7.8	
	—	—	—	—	—	—	—	—	4.5	—	—	3.9	—	—	3.6	
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6.5	—	—	6.6	
	—	—	—	—	—	—	—	—	13.3	—	—	—	—	—	11.0	
	4.8	—	—	4.8	—	5.1	—	—	5.0	—	3.8	4.7	4.7	—	4.4	4.9
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10.9	10.5	—	11.2	
	1.80	1.82	—	—	1.82	—	1.82	—	—	± 1.87	—	1.81	1.81	—	1.74	
8	3.56	—	—	3.43	—	—	3.20	—	—	3.52	—	3.43	3.31	—	3.16	
8	2.26	—	2.12	2.29	2.12	2.36	2.30	—	2.08	2.00	2.27	2.04	2.17	—	1.93	2.23
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.55	—	—	1.48	
	—	—	—	—	—	—	—	—	1.95	—	—	1.91	—	—	2.00	
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.67	—	—	1.83	
	—	—	—	—	—	—	—	—	1.11	—	—	1.21	—	—	1.22	
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.33	—	—	1.27	

Mandibula II	Desmana nehringi Kormos											
	coll. A.S.	Geol. Anst., Bud.			Nat. Mus. Bud.			coll. Kormos		N.H. Mus. Bas.		
	A'dam	4739 A	4739 B	3680	3876	3952	4039	1	2	724	726	77
1. Length alveoles p ₁ - m ₃	-	-	-	-	-	14.4		13.8	-	-	-	-
2. Length alveoles m ₁ - m ₃	7.9	-	7.5	-	8.0	7.7		7.4	-	8.3	8.0	-
3. Height ramus (int.) behind c	-	-	-	-	-	3.3	3.5	3.0	-	-	-	-
4. Height ramus (int.) behind p ₂	4.0	-	-	-	3.7	3.6	3.7	3.4	-	3.8	-	-
5. Height ramus (int.) behind p ₄	3.8	-	3.3	-	3.9	3.8		3.6	4.4	4.0	-	-
6. Thickness there	1.8	-	1.5	-	1.5	1.8		1.5	2.0	2.0	-	-
7. Height ramus (int.) behind m ₁	4.2	-	3.5	-	4.2	4.0		3.8	-	4.1	4.1	4.2
8. Thickness there	2.2	-	1.8	2.1	2.0	2.1		1.9	2.5	2.4	2.3	2.1
9. Height ramus behind m ₃	4.1	4.1	3.6	4.2	4.0	4.0		3.5 ⁵	-	4.1	4.2	4.1
10. Thickness there	1.9	1.7	1.7	1.7	1.9	1.85		1.7	-	2.1	2.0	1.8
11. Width of condylus	-	-	-	-	-	3.2		2.8	-	-	3.2	-
12 ¹⁾ Incis. vasorum-incis. mandib.	8.8	-	-	-	-	8.5		7.7	-	-	9.0	-
13. Incis. vasorum-foramen mandib.	4.3	4.2	-	-	-	4.1		3.6	-	-	4.5	-
14. Post. border of jaw-ant. border alv. p ₁	-	-	-	-	-	21.2		19.6	-	-	-	-
15. Post. border of jaw-post. border alv. m ₃	7.3	-	-	-	-	6.8		6.0	-	-	7.3	-
16. Post. border of jaw-ant. border for. mand.	3.3	-	-	-	-	3.4		2.8	-	-	3.3	-
17. Post. border of jaw-ant. border ascend. ram.	6.0	-	-	-	-	5.3		4.9	-	-	-	-
18. Post. border alv. m ₃ -condylus (post.)	-	-	-	-	-	9.9		9.1	-	-	10.6	-
19. Post. border alv. m ₃ -ant. border for. mand.	4.3	4.1	-	4.6	3.7	3.6		3.5	-	4.2	4.3	3.1
20. Angulus mand.-proc. angul. (post.)	-	-	-	-	-	± 8.3		7.9	-	-	9.2	-
1 : 2	-	-	-	-	-	1.87		1.86	-	-	-	-
relative height of jaw $\left(1 : \frac{4+5+7}{3}\right)$	-	-	-	-	-	3.79		3.83	-	-	-	-
9 : 10	2.16	2.41	2.12	2.47	2.11	2.16		2.09	-	1.95	2.10	2.1
12 : 17 (rel. height of ascend. ramus)	1.47	-	-	-	-	1.60		1.57	-	-	-	-
12 : 15 (place of for. mand.)	2.05	-	-	-	-	2.07		2.14	-	-	2.00	-
17 : 16 (place of for. mand.)	1.82	-	-	-	-	1.58		1.75	-	-	-	-
19 : 16 (place of for. mand.)	1.30	-	-	-	-	1.06		1.25	-	-	1.30	-
17 : max. height horiz. ramus	1.43	-	-	-	-	1.33		1.29	-	-	-	-

1) cfr. textfig. 29

1) cfr. textfig. 29

16

Desmana kormosi					G.sems.	Mygalinia hungarica				D.pont.	M. ant.	Galemys pyr.		
M., B.	coll. Kormos				G.A., B.	Geol. Anst., Bud.				G.A., B.	M.H.N.	Leiden Museum		
3953	2	3	4	5	4752	5069 A	5069 B	5070 A	5070 B	5074 C	Paris	cat. a	cat. b	cat. c
11.9	12.0	11.7	11.5	—	—	—	—	—	—	—	11.2	10.3	10.5	10.6
6.7	6.9	6.7	6.6	—	6.5	—	5.3	5.3	4.9	—	6.7	6.2	6.3	6.3
2.9	3.1	3.0	2.9	—	—	—	—	—	—	2.8	—	2.7	2.7	2.7
3.0	3.5	3.3	3.0	—	—	—	2.4	—	—	2.7	3.0	2.4	2.6	2.6
3.1	3.3	3.1	3.1	—	3.3	—	2.5	2.3	—	—	3.0	2.6	2.6	2.8
1.6	1.5	1.3	1.3	—	1.6	—	1.4	1.2	—	—	1.6	1.4	1.4	1.5
3.4	3.5	3.2	3.4	—	3.4	—	2.6	2.6	—	5074 D	3.2	2.8	2.8	3.0
2.0	1.9	1.7	1.7	—	1.8	—	1.5	—	—	1.6	1.7	1.7	1.8	1.8
3.4	3.5	—	3.3	—	3.4	2.7	2.6	—	—	—	2.8	2.9	3.0	3.1
1.7	1.7	—	1.5	—	1.5	1.3	1.3	1.2	1.3	—	1.7	1.5	1.5	1.5
—	—	—	—	2.8+	2.5	2.3	—	—	—	—	—	2.3	1.9	2.0
—	—	—	—	7.4	6.5	4.6	—	—	—	—	—	5.7	5.7	5.9
3.6	—	—	3.4	4.0	3.5	2.3	2.5	—	—	—	—	2.5	2.7	2.6
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16.0	16.9	17.0
—	—	—	—	—	6.0	4.5	—	—	—	—	—	5.4	6.3	6.3
—	—	—	—	2.6	2.5	1.8	—	—	—	—	—	2.25	2.4	2.5
—	—	—	—	5.2	4.6	3.4	—	—	—	—	—	4.4	4.9	5.0
—	—	—	—	—	8.6	6.9	—	—	—	—	—	7.6	8.2	8.1
4.2	—	—	3.2	—	4.1	3.1	3.0	3.0	—	—	—	3.1	4.0	3.7
8.0	—	—	—	—	—	±4.0	—	—	—	—	—	6.5	7.0	6.9
1.78	1.74	1.75	1.75	—	—	—	—	—	—	—	1.67	1.66	1.67	1.68
3.75	3.50	3.66	3.64	—	—	—	—	—	—	—	3.65	3.96	3.95	3.79
2.00	2.06	—	2.20	—	2.27	2.08	2.00	—	—	—	1.65	1.93	2.00	2.08
—	—	—	—	1.42	1.41	1.35	—	—	—	—	—	1.30	1.16	1.08
—	—	—	—	1.85	1.86	2.00	—	—	—	—	—	2.28	2.11	2.27
—	—	—	—	2.00	1.84	1.88	—	—	—	—	—	1.96	2.04	2.00
—	—	—	—	—	1.64	1.72	—	—	—	—	—	1.37	1.67	1.48
—	—	—	—	—	1.35	—	—	—	—	—	—	1.52	1.63	1.67

As a rule in *D. kormosi* the mental foramina are situated as follows: one large foramen beneath the middle of m_1 , a small one beneath p_4 , a minute one beneath the anterior root of p_2 and a large one beneath the canine.

The only known jaw of *Gal. semseyi* Kormos exhibits a wide foramen beneath m_1 but none beneath p_4 .

The jaw fragments of *D. pontica* are very small and much corroded, with the exception of the anterior portion 5074c. The size approaches that of *D. kormosi*, or is perhaps a trifle smaller. A distinct difference is that in the Pontian specimen the symphysial thickening of the lower border of the jaw does not extend farther back than beneath p_1 , whereas in *D. kormosi* it passes beneath p_2 also.

The smallest and geologically oldest ascending ramus preserved is that of *Mygalinia hungarica* from the Pontian of Polgardi. It was described and figured by KORMOS in 1913. The strong backward inclination of the hinder portion amounts to an angle of 110° between the anterior border of the coronoid process and the lower border of the jaw. In all other species the angle does not deviate greatly from 90° . In *M. hungarica* the posterior border is directed forward in the same degree as in recent *Galemys*, whereas in all species of *Desmana* fore and hind border of the ascending ramus run parallel. An angular process hardly exists. (Pl. X, fig. 7). Also the incisura vasorum of the lower border is faint. The condylar process is short (fig. 36), and the condyle projects more freely inward than in any of the later Water-moles. It makes an angle of about 70° with the axis of the ramus.

Another specimen Ob/5069b reveals that there are but two mental foramina, the posterior of which lies beneath m_1 . The other must have been situated at the usual place in front of p_2 , since it does not occur in this fragment, which has been broken off just before the roots of this tooth. The symphysial portion of the jaw is unknown.

Of *Mygalea antiqua* only the alveolar portion of the mandible is known. It is more robust than in recent *Galemys*. It approaches the size, and equals the proportions, of *D. kormosi*, but behind m_3 the ramus is conspicuously thick and low. There exist only two mental foramina, viz. one between m_1 and p_4 , and the other beneath p_1 .

Lower Dentition.

In contrast to the lack of first upper incisors in the fossil material, the large lower incisors i_1 and i_2 of several species have been preserved.

NEWTON did not see any difference between the incisors of the English type specimen and those of the recent jaw he had at hand. Also as regards the much worn, only known incisors of the Moravian Desman (Pl. X, fig. 6), they differ only in the somewhat smaller size. Those preserved of *D. thermalis* (Pl. X, fig. 3) are very similar, but slightly more slender, as has already been mentioned by KORMOS (1930), the first incisor not so much enlarged at the end as it is in the species mentioned above. A slight thickening at the base of the outer edge of i_2 , also observable in some recent specimens (e.g. Berlin Mus. No. 33829), indicates the place of a distinct cusplet in the geologically older *Desmana*. The occurrence of this cingular cusp (which is analogous to the posterior cusplet of the canine and of the premolars) in *Myg. antiqua*, FILHOL (1891) stated in the following words: "... la deuxième incisive ... porte un crochet, une petite saillie bien détachée à la base de son bord externe". Other primitive characters of the French tooth are the distinct separation of root and crown, and the shortness of the latter. It is the early brachydont stage of the straight elongated incisor of the later forms.

I_2 of *D. nehringi* (Pl. X, fig. 8) intermediates between them. In shortness it agrees with this tooth in *Galemys pyrenaicus*, but the latter curves outward and is flatter and broader at the base, where there is no trace of cingulum or cusplet. It is apparent that also in *Galemys* this tooth is specialized, but in a different way from that taken in *Desmana*.

In the fragment of jaw of *D. pontica* (text fig. 42) the incisors have been broken off at the alveolar border, but the circumference of the roots indicates that i_1 and i_2 are almost of the same strength. I_3 is already as much reduced as it is in the later forms, viz. it has been so much oppressed by the large i_2 that its alveole has become very narrow in proportion to that of the latter and of the canine.

Not a single fossil i_3 has been preserved. From the size of the alveole in *Myg. antiqua* it is apparent that here this tooth is almost the same size as i_2 , and is much stronger than the canine.

The fossil lower canine is known only in *D. pontica* and in *Myg. antiqua*. In both species it is one-rooted, and has a conical crown with a convex outer, and a flat inner, side. Although the top has been considerably worn off, it can be seen that it looks somewhat backwards, the anterior slope of the tooth being convex and short, the posterior concave and longer, terminating in a minute bulge (heel). The form is thus quite different from that in recent *Galemys*, where the tooth has assumed the form of the third incisor, being flattened in the horizontal plane, broad, and strongly inclined forward.

Also the lower first premolar is known only in these two fossil species. The French tooth is one-rooted and has a short, slightly concave anterior slope, and a longer hind slope, ending in a minute heel. At the anterior end of the tooth there is a minute circular bulge, too, in both species. In *D. pontica* a faintly defined cingulum is perceptible all round p_1 which is here broad and two-rooted, transversely set in the jaw, the roots standing close together in one alveole, not behind each other but side by side.

As a rule in Water-moles the second premolar is rather strong and larger than p_3 , especially as regards its length. P_2 of *Myg. antiqua* is lacking, but it is broken off at the alveolar border. There is only one alveole with a constriction in the middle betraying the double nature of the transversely compressed root. The length of this root, which also shows a constriction in the middle, is 0.75 mm, that of the root of p_1 is 0.6 mm, and that of the roots of p_3 together is 0.9 mm. Thus, just as in the upper jaw, the third premolar in the Miocene species is greater than the second. The premolars regularly increase in size from the front backward.

The three foremost premolars of *Mygalinia hungarica* have not been preserved, but in specimen 5069 the combined length of the alveoles of p_2 is 1.0 mm, that of p_3 is 0.9 mm, and of p_4 1.0 mm. P_3 is thus already somewhat smaller than p_2 , but it has not yet been oppressed, for both the roots stand freely behind each other, as in *M. antiqua*. In *Desmana pontica* p_3 has not been preserved, but p_2 is strong in relation to p_1 , much more so than in all other forms of *Desmana*. It is clumsy, short and broad; this is in contrast with the Plio-pleistocene Hungarian Water-moles where p_2 is long in relation to the width. The cingulum is only present along the broad posterior portion of the tooth, where it broadens to a heel. Anterior and posterior slope of

the tooth are straight. In the middle of the former a trace of a secondary cusp may still be observed. It is in the same stage of being absorbed by the main cusp as is the analogous cusp (paraconid) of p_4 in *D. thermalis* (fig. 51). Of p_3 the anterior root is preserved, as is the alveole of the posterior. They reveal that the tooth stood somewhat obliquely. The anterior root is flattened in sagittal direction.

P_2 of *D. kormosi* is small as compared with the fourth premolar. Unfortunately its proportion to p_1 and p_3 cannot be ascertained owing to the lack of both the latter. Judging from the length of the alveoles, viz. 1.3 mm in p_2 , 1.0 in p_3 and 1.6 in p_4 , the third premolar is more reduced than in *Mygalinia hungarica*. The cingulum of p_2 is absent only above the foremost root at the inner as well as at the outer side of the tooth. At the posterior end it forms a well-defined heel all round the broad hind side of the tooth, but at the anterior end it is only a bulging border round the foreside. The tooth is somewhat pushed forward by a distinct slope of the roots in that direction, similar to all later species of Water-moles. In the Pontian species the roots are not less inclined forward than in the later forms.

How relatively strong p_2 of *D. nehringi* and of *D. thermalis* are, is obvious from the fact that its absolute length in the former, rather small, species almost equals that in the large recent Water-mole, whereas in *D. thermalis* it is even longer. In *D. nehringi* the cusp (paraconid) at the anterior slope is present in all three specimens preserved. The cingulum is strong along the posterior end of the tooth, forming a broad heel; at the anterior end it is weak, just as along the inner side. It is absent only above the space between the roots at the outer side. In *D. thermalis* the situation of the cingulum is just the same, but at the posterior end of the tooth it does not form a well-defined heel, but mounts the back of the main cusp vertically and then bends down to the intero-posterior angle. In this way the hinder slope of the main cusp ends at the posterior extremity of the base. The anterior slope does not show the secondary cusp of the smaller forms mentioned above, but the distinct convexity of the slope betrays that the cusplet has been absorbed into it.

Likewise, in the English and also in the Moravian specimen the posterior cingulum does not form a secondary heel or cusplet, but the concave long posterior slope of the main cusp reaches the hindmost corner of the tooth (fig. 39).

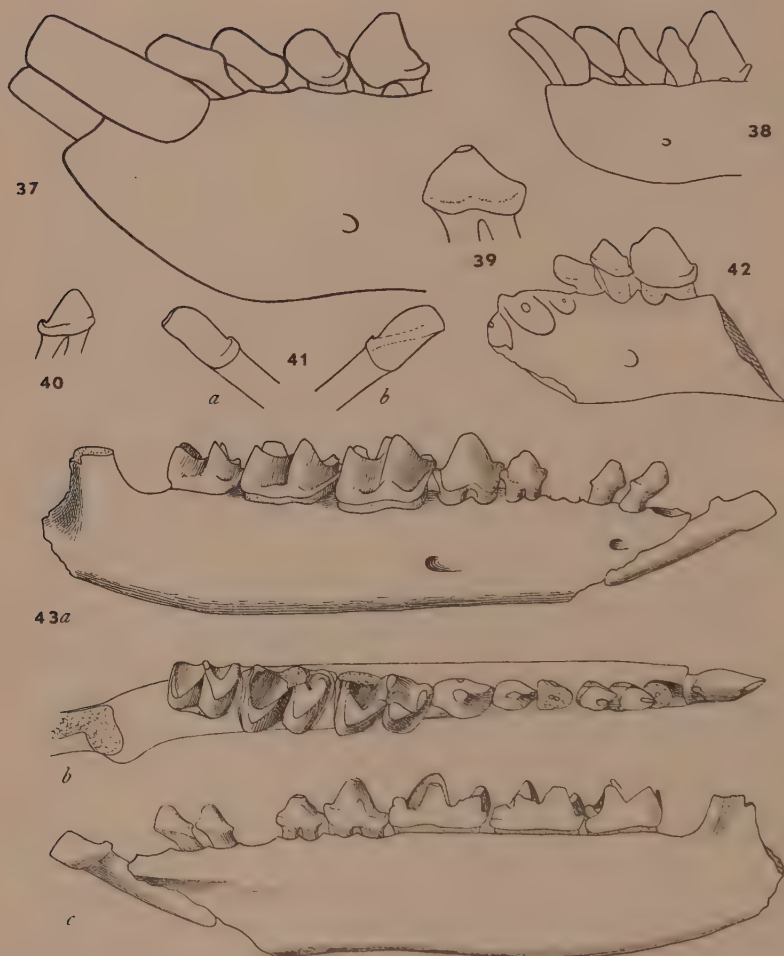


Fig. 37. *D. moschata* P. I₁-p₂ sin. in situ, ext., hardly worn; 5×. Berlin Mus. 4466.

Fig. 38. *Gal. pyrenaicus* G. I₁-p₂ sin. in situ, ext., hardly worn; 5×. Cat. b, Leiden Mus.

Fig. 39. *D. m. magna* O. P₂ dext., int.; 5×. Brit. Mus. M 6147(8) (of Pl. VIII, fig. 7).

Fig. 40. *D. kormosi* sp. nov. P₂ sin., int.; 5×. Coll. K., no. 4 (of Pl. X, fig. 1).

Fig. 41. *D. nehringi* K. I₂ sin., a. ext., b. lingual side; 5×. Nat. Mus., Bud. 4039 (of Pl. IX, fig. 8)

Fig. 42. *D. pontica* sp. nov. Ant. fragm. of left jaw with c-p₂ (slightly worn) and roots of i₁-i₃, ext.; 5×. Geol. Anst., Bud., 5074C.

Fig. 43. *Mygalea antiqua* (Pomel). Right mand. ramus with i₂, c, p₁, p₃-m₃; a. ext., b. above, c. int.; 5×. Mus. Nat. d'Hist. Nat., Paris.



- Fig. 44. *P*₃ sin., int.; 5×. *a.* of *D. nehringi*. Coll. A. S., Amsterdam (of Pl. IX, fig. 10); *b.* of *D. m. moravica*; Mus. Brno, 1 s; *c.* of *D. moschata*, cat. a and *d.* of *Gal. pyrenaicus*, cat. e, Leiden Mus.
- Fig. 45. *D. thermalis*. Alveoles of *p*₃; 5×. *a.* of 4743B, *b.* of 4743A (of Pl. IX, fig. 2), Geol. Anst., Bud.
- Fig. 46. *Mygalinia hungarica*. *P*₄ sin.; *a.* ext., 5×; *b.* above, 10×. G. A., Bud., 5070A.
- Fig. 47. *Mygalinia hungarica*. *P*₄ dext., ext., 5×. (of Pl. X, fig. 6).
- Fig. 48. *D. kormosi*. *P*₄ sin., 5×; *a.* int. of Csarnóta (of Pl. X, fig. 1); *b.* ext. of Beremend, coll. K., Bud., no. 2.
- Fig. 49. *Gal. semseyi*. *P*₄ dext.; *a.* int., *b.* ext. (reversed), 5×. (of Pl. X, fig. 2).
- Fig. 50. *D. nehringi*. *P*₄ sin., *a.* ext., *b.* int.; 5×. (of Pl. IX, fig. 10).
- Fig. 51. *D. thermalis*. *P*₄ sin.; *a.* ext., *b.* above; 5×. (of Pl. IX, fig. 2).
- Fig. 52. *D. m. hungarica*. *P*₄ sin., int.; 5×. (of Pl. IX, fig. 5).
- Fig. 53. *P*₄ sin., ext.; 5×; *a.* of *D. m. magna* (of Pl. VIII, fig. 8), *b.* *D. moschata*, cat. a, *c.* *Gal. pyrenaicus*, cat. c, Leiden Mus.
- Fig. 54. *Mygalinia hungarica*. *a.* Mandib. ramus sin. with *p*₄–*m*₃ int., *b.* *m*₂–*m*₃ above; 5×. U. G. A., Bud., 5070A.
- Fig. 55. *D. kormosi*, Beremend. *a.* Mandib. ramus sin. with *p*₄–*m*₂ ext., *b.* *p*₄–*m*₂ above, *c.* *m*₁–*m*₂ int. Coll. K., Bud., no. 3; *d.* *m*₃ sin. above (of Pl. X, fig. 2).

In *Mygalea antiqua* the third premolar has two roots (fig. 43)¹⁾ and stands straight in the row; it is a smaller replica of p_4 . A bulge at both ends of the tooth is the sole vestige of the cingulum. It is remarkable that in the later forms p_3 , with a more elongated crown, has but a very narrow space in the row. Of both Pontian species and of *D. kormosi*, no third premolar has been preserved, but the alveoles are present. The situation of the roots of p_3 has been mentioned above (p. 246–247) as has also the degree of reduction of this tooth in *D. kormosi*. In specimen 3 of the latter in the KORMOS collection the alveoles stand in the row, but are distinctly compressed from behind forwards. In all three other jaws in which the alveoles are present the roots appear to have been round, and to stand fairly well behind each other in the row.

In *D. nehringi* the tooth has been oppressed by p_2 , and is set obliquely in the jaw. The two roots are thin (fig. 44a), but not yet very close together; one of them may be pressed out of the row. A greater oppression we find in the younger forms (fig. 44b–d). Sometimes, viz. in all four specimens of *D. m. magna* I saw, the tooth is set straight, but the alveoles are strongly compressed from the front backwards. In other forms the alveoles remain round, but become narrow; the posterior one is pushed out of the row in an outward direction, as in *D. pontica*. This is the case in *D. m. mosbachensis*, in nearly all specimens of *D. m. moravica*, of *D. thermalis* (fig. 45), and of the recent form. Most progressive of all in this respect is the large Late-Pleistocene *D. m. hungarica*, where only one alveole exists. A longitudinal crest along the middle of the outer wall indicates a corresponding groove between the coalesced toots the extremities of which are only just free of each other.

Like p_2 , also p_3 has a large crown in the Hungarian Plio-Pleistocene forms. The only known specimen of *D. thermalis* is remarkably broad, its absolute width surpasses that of the recent teeth I saw. In *D. nehringi*, on the contrary, it is as narrow from side to side as is p_2 , but the tooth is remarkably elongated and low. The anterior cusplet (paraconid) is more or less distinct. P_3 is set obliquely in the jaw so that the posterior root projects outward, and the talonid covers the anterior portion of p_4 at

¹⁾ FILHOL's assertion: "La troisième prémolaire est uniradiculée" is an error.

the outer side. The exterior lower border of the tooth slopes strongly backwards. The cingulum is variable in strength. At the inner side it is weaker than at the outer, where it is absent in the middle.

In the later Water-moles the paraconid has quite disappeared, with the exception of recent *Galemys*. Here the crowns of p_2 - p_4 are high and flat, with a trenchant fore and hind slope. They are set imbricately in such a way that, when seen from the outer side, the anterior end is hidden by the neighbouring tooth. Both an anterior cusplet and a paraconid are present; the former will be the only remain of a cingulum.

Measurements of p_4 in recent *Desmana moschata*:

	4467 juv.	4466	33820	33829	33818	33819	692	4465	691 old
1. Length . . .	2.65	2.8	2.6	2.35	2.6	2.8	2.6	2.7	2.8
2. Width. . . .	1.8	1.9	1.75	1.7	1.7	1.7	1.7	1.75	1.75
3. Height, ext. middle	2.55	2.5	2.4	2.4	2.25	2.45	2.0	2.3	2.4
1 : 2	1.47	1.47	1.49	1.38	1.53	1.65	1.53	1.54	1.60
3 : 2	1.42	1.31	1.37	1.41	1.32	1.44	1.18	1.31	1.37

The fourth premolar is, naturally, the most interesting tooth of the lower dentition. It is well represented in the fossil material and therefore it can be best used to obtain an idea of the height of the teeth in the different species. As is apparent from the Table above, in recent *Desmana* a remarkable variety exists in the proportions of this tooth. The relative height (3 : 2 in the Table) is by no means dependent merely upon the degree of wear which, in the Table, increases from the left to the right. Taking into consideration the degree of wear of the fossil premolars it may be said that on the whole the teeth of *D. m. moravica*, *D. thermalis* and *D. nehringi* are low; in *D. m. magna* they are distinctly higher. *D. kormosi* agrees with the English form, but in the type jaw of *Gal. semseyi* the length of the tooth is conspicuously great and thus it is (fig. 49) relatively low. That of recent *Galemys* exceeds by far all the others in height, for also in the Miocene French species and in *Mygalinia hungarica* the dentition is less high. P_4 is relatively strongest again in *D. nehringi*, its absolute size fairly well agreeing with that in the larger Pleistocene Water-moles.

As regards the form of the fourth premolar, it is that in *Mygalinia hungarica* which is most instructive, as it shows the greatest number of cusplets and ridges. Therefore we shall begin with the

description of this tooth (fig. 46b) in the but slightly worn dentition 5070A, following the nomenclature of the cusps used by OSBORN in his classic work. Seen from the outer side the main cusp (protoconid) is flanked by two lower cusps connected with it by a low ridge: the paraconid at the anterior end of the tooth and the hypoconid at the posterior. But at the inner side of the main cusp, halfway its height, yet another cusp may be observed connected with the posterior border of the talonid by a distinct ridge, running parallel to that from the hypoconid to the main cusp. This inner cusp is OSBORN's metaconid (p. 199, fig. 201), a primitive "cusplule on the inner side of the crown of the protoconid".

Owing to the existence of low ridges from the protoconid to the para- and the meta-conid, these three cusps, when seen from above, form a distinct trigonid, much resembling the anterior half of the molars.

A distinct cingulum is absent only along a strip just in the middle of the outer and also of the inner side of the tooth. At the anterior end it surrounds the paraconid, and forms a minute bulge at the base of the latter. At the posterior end it forms the rim of the talonid which is broad, and the posterior border of which is limited by two elevations. The outer one, at the top of which the ridge from the protoconid ends, forms a distinct hypoconid. The inner one (endoconid) is less distinct; the ridge from the metaconid ends at the talonid before having quite reached its border.

In the type dentition, which is much more worn off, the protoconid is low, and also the hypo- and meta-conid show distinct wearing facets. The paraconid stands less free of the main cusp than in the other dentition.

Of *D. kormosi* three specimens of p_4 could be studied, two from Beremend and one from Csarnóta. The latter bears great resemblance with this tooth in *Mygalinia hungarica* in respect to the development of the paraconid, but the metaconid is quite absorbed in the maincusp, and only indicated by a rather weak ridge. The cingulum is absent at the middle of the inner, and very faint there at the outer, side. One of the specimens from Beremend is corroded (coll. KORMOS No. 3), but the other is perfectly preserved. It is stronger than that from Csarnóta, the paraconid stands more free, and the top of the metaconid can still be distinguished.

In *Gal. semseyi* p_4 is much elongated and the paraconid is low

and fused with the faint cingulum. The metaconid is stronger than in any other species. The main cusp has lost a considerable portion of its height by wear. The lower border of the crown, rather straight in *D. kormosi*, makes a distinct upward curve here between the roots at the inner as well as at the outer side.

Of *D. nehringi* several fourth premolars could be compared. The resemblance with those of *D. kormosi* is very close, but the tooth is also relatively much larger. The paraconid is more or less distinct. In the dentition of Pl. IX, fig. 7 it is seen in all three premolars present. Moreover, a rudimentary top of the metaconid is still observable. In the other specimens the latter cusplet has been completely incorporated into the main cusp, which shows a more or less distinct ridge there. The endoconid is stronger than the hypoconid in this species; in this way it projects above the latter when the tooth is seen from the exterior side (fig. 50a).

P_4 of *D. thermalis* differs from the other large Water-moles in the sharpness of the ridge from the top forward as well as backward, giving a trenchant character to this tooth in accordance with what has been mentioned above in respect of p_4 . In the course of the anterior slope a vestigial paraconid appears; in the strong specimen of the Basle collection it is very distinct. The endoconid is present, but not higher than the low hypoconid. The heel is broad at the outer side, due to the lower border of the crown making a strong curve outward as well as downward just above the middle of the posterior root. A similar enlargement may be observed in *D. nehringi*, and in some specimens of recent *Desmana*, but not by far so strong. The cingulum is absent only in the middle of both sides.

In *D. m. magna* and in *D. m. moravica* the fourth premolar closely resembles that of the recent form. The English teeth are less clumsy and somewhat higher than the Moravian teeth. The cingulum is of the same extent, but more sharply defined. A trace of the paraconid is an exception here, whereas in the Moravian, and in the recent Desman, vestiges can always be detected in the form of a convexity of the anterior slope or (and) as a short ridge from there downward.

But one mandibular ramus only has been preserved of *D. m. hungarica* (KORMOS 1914) and with much worn off p_2 - m_3 . In this, the largest, Water-mole known the premolar is conspicuously short, and the cingulum runs along the whole interior

side. Near to the fore end a ridge branches off from the cingulum, and runs obliquely to the anterior slope of the main cusp. This ridge has been mentioned above of the recent and of the Moravian Desman, but it is much weaker there. In a minute examination of the p_4 in the Pontian *Mygalinia hungarica* the origin of this ridge could be recognised in the very blunt edge running downward in the middle of the paraconid. It is remarkable that in the elongated, rather trenchant tooth of *D. thermalis* and *D. nehringi*, most of the sharp anterior edge of this cusplet has been preserved, whereas in the short and broad dentition of *D. m. hungarica* it is the originally faint lingual edge which has been strengthened to a considerable ridge (fig. 52).

On the high and narrow p_4 of *Gal. pyrenaicus* the heel is still more rudimentary, and the paraconid somewhat more distinct than in p_3 and p_2 . Faint traces of a cingulum may be observed at both ends of the outer side. The roots have coalesced as in p_3 ; they are separated only by an oval foramen just beneath the crown.

In *Mygalea antiqua* the main cusp of p_4 is situated straight above the space between the roots, in contrast to recent *Galemys* where it lies more above the anterior root. Moreover, in the Miocene species the anterior slope of the cusp is slightly convex and rounded, as in *Desmana*, not cutting as in *Galemys*. A distinct trigonid, surrounded by the cingulum, as exists in *Myg. hungarica*, cannot be observed in *M. antiqua*, for there is but one strong worn off cusp at the anterior end of the tooth and the metaconid is very faint. Also the elevated posterior border of the heel shows a wearing facet.

The lower molars are richly represented in the material. At the lingual side the metaconid which enters into the spaces between the upper teeth is the highest cusp and becomes so more and more during the animal's life, because the para- and the endo-conid are more subject to wear against their upper antagonists. On old lower molars the metaconid is the single cusp (Pl. IX, fig. 5). The highest outer cusp is the crescentic protoconid of m_2 , which forms with the posterior side of m^1 a pair of shearing blades.

There exists but little difference between the lower molars of the different species. They can be readily distinguished from those of the other Talpidae by the anterior horn of the hypoconid

extending almost up to the top of the (unworn) metaconid (fig. 57), whereas in the others it ends low against the middle of the high posterior horn of the protoconid ¹⁾. Here the cutting power of this, for the greater part flat, shearing blade is greater, whereas in the Water-moles the lingual portion of it is interrupted by the horn. However, by shearing wear the crest gradually vanishes downwards, so that even in moderately worn molars the posterior side of the top of the metaconid has become flat (fig. 64).

In *D. moschata* of Russia and, as far as can be judged from the very old dentition, also in *D. m. hungarica* (fig. 58), the course of this horn, especially at m_1 , is somewhat different from that in the other Water-moles, as it makes a wider angle with the posterior horn of the protoconid and in this way the two horns meet before mounting the metaconid (fig. 56a).

In *Myg. antiqua* (fig. 43b) we see the same course of the anterior horn of the hypoconid on m_1 . On m_2 the metaconid has been broken off, but the course of the horn in question renders it probable that, just as at m_3 , the typical character of the lower molars of Water-moles is also present here. Neither of the outer cusps of m_1 show yet such long horns as in the later forms, but they are separated from the inner cusps by valleys which must have been rather deep on the unworn teeth.

The relative size of the third lower molar in Water-moles has been indicated in the two last lines of Table III. The ratio appears to be rather constant within a species. It is remarkable that m_3 is least reduced in the oldest forms known (*Mygalea antiqua* and *Mygalinia hungarica*), as well as in both recent species. It is smallest in the Plio-Pleistocene Hungarian species. Comparing the size of the last molar with that of the last premolar, it is apparent that only in *D. nehringi* is p_4 longer than m_3 . In *D. m. magna*, *D. m. moravica*, *D. thermalis* and *Gal. semseyi*, both teeth are approximately the same size. In *D. kormosi* m_3 is slightly longer, in *Mygalea antiqua*, *Mygalinia hungarica* and in *Gal. pyrenaicus* somewhat more so, but in recent *Desmana*, and especially in the large *D. m. hungarica* the last molar by far surpasses the last premolar in size.

¹⁾ This horn of the hypoconid ending rather low, and the strong cingulum running uninterruptedly all along the outer side of the tooth are characters which make it impossible to refer the lower jaw fragment with m_2 from Polgardi (KORMOS 1913, Pl. VII, fig. 4, "échantillon no. 4") to the Water-moles.

Lower dentition		Desm. moschata				D.m.h.	Desm. m. magna				Desm. m. moravica					D. therm.
		Leiden Mus.		Berlin Mus.		G.A.,B.	British Museum				Landes Mus. Brno					G.A.,B.
		cat. a	cat. b.	33829	4466	5380	15190	6148(7)	6147(8)	6148	1 d	2 d	1 s	5 s	6 s	4743 C
						sen.										
j_1	width of wearing surface	1.6	1.4	1.3	1.6											
	height of tooth (lab.)	1.3 ⁵	1.3	—	—										1.3	1.0
i_2	width (inter. surface)	1.8	1.8	1.8	2.0 ⁵										1.5	1.4 ⁵
	height (lab.)	1.7 ⁵	1.8	1.8	1.8 ⁵										1.4	1.4
p_2	1. length (// crest of mainc.)	2.2 ⁵	2.2 ⁵	2.3	2.2	2.3 ⁵		2.2					2.1			2.3 ⁵
	2. width (1 crest of mainc.)	1.7	1.6 ⁵	1.6	1.7	1.8		1.6					1.5			1.6
	3. height	1.7	1.9 ⁵	2.0	2.0	—		1.8					1.3			1.9 ⁵
	1 : 2	1.32	1.36	1.44	1.29	1.31		1.38					1.40			1.47
	3 : 2	1.00	1.18	1.25	1.18	—		1.12					0.87			1.22
p_3	1. length (// crest of mainc.)	2.2	2.0	2.2	2.3	2.3		2.1					2.1			
	2. width (1 crest of mainc.)	1.7	1.7	1.7	1.8	2.0		1.6					1.5			
	1 : 2	1.29	1.18	1.29	1.28	1.15		1.31					1.40			
p_4	1. length (// crest of mainc.)	2.8	2.7 ⁵	2.7 ⁵	2.7 ⁵	2.5 ⁵	2.3 ⁵	2.5	2.6	2.2		2.5		2.6	2.2	4743 A
	2. width (1 crest of mainc.)	1.9	1.7	1.7 ⁵	1.8 ⁵	2.1	1.7	1.6 ⁵	1.7	1.5		1.7 ⁵		1.7		2.6 ⁵
	3. height (ext. middle)	2.1	2.4	2.4	2.7	—	2.4	2.2	2.2	2.2		1.8		2.2		2.2
	1 : 2	1.47	1.62	1.57	1.41	1.21	1.38	1.52	1.53	1.45		1.43		1.53		1.51
	1 : 3	1.33	1.15	1.15	1.02	—	0.98	1.14	1.18	1.00		1.39		1.18		1.10
m_1	1. length (// inter. border)	4.0	3.6	3.5	3.7 ⁵	4.1	6147									
	2. width (post. lobe)	3.0	2.8	2.9	3.1	3.2 ⁵	3.5	3.3 ⁵	3.4	3.2 ⁵	3.4	3.3 ⁵	3.2	3.5	3.3	3.6
	3. width (ant. lobe)	2.5	2.5	2.5	2.6	2.7 ⁵	2.7	2.5 ⁵	2.6	2.5	2.6	2.4 ⁵	2.6	2.7	2.5	2.6
	1 : 2	1.33	1.28	1.21	1.21	1.26	2.0	2.0 ⁵	2.0	1.9 ⁵	2.2 ⁵	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2 ⁵
							1.30	1.31	1.31	1.30	1.31	1.29	1.23	1.30	1.32	1.38
m_2	1. length	3.6	3.3 ⁵	3.4	3.8	4.0		3.3	3.2	3.2	3.5	3.2	—	3.3	3.2	4743 B
	2. width (max.)	2.9	2.6	2.7 ⁵	3.0 ⁵	3.0		2.4	2.5	2.3	2.5	2.4 ⁵	2.4	2.5	2.3	3.2 ⁵
	1 : 2	1.24	1.29	1.24	1.25	1.33		1.37	1.31	1.39	1.40	1.31	—	1.32	1.39	2.4 ⁵
	1 × 2 m_1 : 1 × 2 m_3	1.15	1.16	1.09	1.00	1.11		1.08	1.10	1.10	—	—	1.15	1.15	1.12	—
m_3	1. length	3.3	3.2	3.1 ⁵	3.5	3.3		2.6 ⁵	2.5				2.6	2.7		2.6
	2. width (max.)	1.3	2.1	2.1 ⁵	2.4	2.5		1.8 ⁵	1.8				1.8 ⁵	1.8 ⁵		1.7 ⁵
	1 : 2	1.43	1.52	1.47	1.46	1.32		1.43	1.39				1.41	1.46		1.49
	1 × 2 m_1 : 1 × 2 m_3	1.58	1.59	1.49	1.38	1.61		1.80	1.81				1.73	1.89		—
		1.38	1.30	1.38	1.38	1.58		1.63	1.64				—	1.65		1.75

1) cfr. textfig. 57.

Desmana nehringi Kormos										D. kormosi			G. sems.			M. ant.			Gal. pyr.		
Mus. Bud.					Basle Mus.					Kiel M.		c.A.S.		coll. Kormos		G.A.,B.		Paris		Leiden Mus.	
3952	4039	724	726	77						A'dam		Beremend		Cs.		4752				cat. cat.	
										2	3	4								a	e
	0.8 0.8 ⁵																				
	1.1 0.9 ⁵																				
	2.1 ⁵ 1.3 ⁵	2.1 ⁵ 1.4												1.5 0.9 ⁵							
	1.5 1.59	— 1.54												1.3 ⁵ 1.58							
	1.11	—												1.42							
2.1	1.9	2.0			2.0	2.0 ⁵															
1.3	1.3	1.4			1.3	1.3															
1.62	1.46	1.43			1.54	1.56															
2.5		2.7			2.5	2.5				1.7	1.8 ⁵	1.7	2.1	1.4	1.4 ⁵						
1.5		1.6			1.6	1.6				1.1	1.0 ⁵	1.0 ⁵	1.1	1.0 ⁵	1.0						
1.9 ⁵		—			2.0	2.0				1.4	1.5 ⁵	1.3	1.5	1.3	1.3						
1.66		1.69			1.56	1.56				1.55	1.76	1.62	1.91	1.33	1.45						
1.28		—			1.25	1.25				1.21	1.19	1.31	1.40	1.08	1.12						
	coll. K.																				
	3.1	3.2 ⁵	3.2	3.1 ⁵	3.2	3.1 ⁵				2.7 ⁵	2.5 ⁵		2.7 ⁵	2.0	2.0	1.8					
	2.3	2.4	2.3	2.4	2.3	2.5 ⁵				2.0	1.8 ⁵		1.9	1.5	1.4 ⁵	1.3					
	1.9	1.9 ⁵	1.8	1.8 ⁵	1.7	2.0				1.6	1.4		1.5	1.2 ⁵	1.2	1.0 ⁵					
	1.35	1.35	1.39	1.31	1.39	1.25				1.37	1.32		1.45	1.37	1.38	1.38					
	G.A.,B.																				
	3680																				
3.0	2.9	3.0	3.0	2.9 ⁵	3.0	2.9 ⁵				2.5	2.5		2.5	2.0 ⁵	1.9 ⁵	1.8 ⁵	2.5	2.6	2.4	2.5	2.5
2.2	2.0	—	2.1	2.0 ⁵	2.2	2.1 ⁵				1.8	1.8	1.8 ⁵	1.8	1.5	1.4	1.3	1.6+	1.6+	1.8	1.7	1.8
1.66	1.45	—	1.43	1.44	1.36	1.37				1.39	1.39	1.35	1.39	1.37	1.39	1.42	—	—	1.33	1.47	1.47
—	—	—	1.17	1.25	1.12	1.27							1.16	1.00	1.06	0.97	—	—	—	1.05	1.01
2.3	2.1	2.3	2.2		2.2	2.2				1.9		2.0	2.0	1.8	1.7 ⁵	1.6 ⁵				2.1	1.9
1.5	1.4	—	1.4 ⁵		1.5	1.6				1.4 ⁵		1.3 ⁵	1.3	1.2	1.1	1.0 ⁵				1.3	1.2 ⁵
1.53	1.50	—	1.52		1.47	1.42				1.31		1.48	1.54	1.50	1.59	1.57				1.56	1.52
—	—	—	2.31		2.23	2.28				2.00		—	2.01	1.42	1.51	1.35				1.57	1.73
1.91	1.97	—	1.97		2.00	1.80				—		1.71	1.73	1.42	1.42	1.39				1.50	1.58

The development of the cingulum is rather constant within a species. It shows the greatest extent in both Pontian Water-moles, and is most reduced in *Gal. semseyi* and in *Gal. pyrenaicus*. There it is represented merely by a small interior cusplet at both ends of the molar; seen on the crown side they look like a little wing at each side of the crown (fig. 59). The posterior wing lies above the anterior wing of the neighbour tooth. By means of these wings the molars touch each other only at the lingual side, and the spaces between them have become long and wide to receive the high cusps of the upper molars.

In recent *Desmana* the cingulum is strong along the anterior side of the molars and round the protoconid. Thus the spaces between the molars are rather narrow and end halfway the width of the crown, the wings lying against each other (fig. 58) and not for the greater portion above each other, as in *Galemys*. It ends by a sharp cusplet in the valley between [protoconid and hypoconid (fig. 56a). In some specimens a trace of the posterior "wing" has been preserved on m_3 . At the lingual side a more or less distinct vestige of the cingulum exists round the base of the paraconid.

Also in *D. m. magna* the cingulum is sharply defined, but it is more reduced, being absent at the base of the protoconid as well as of the hypoconid. In the valley between them only a few granules are to be detected (fig. 57). In *D. m. moravica* the cingulum is always faint, but it has a somewhat greater extent. It runs all round the protoconid and, crossing the valley without forming a cusplet, ends in the middle of the hypoconid. In some specimens it is slightly shorter, but it always crosses the valley. In *D. thermalis* the cingulum is more developed than in the forms above-mentioned, as it runs also along the greater portion of the posterior side of m_2 . A trace of it can be seen there on m_3 . It may make a cusplet in the outer valley. In all three molars it quite surrounds the paraconid.

The Upper-Pleistocene large *D. m. hungarica* shows a cingulum of quite the same extent, also relatively still stronger than in the recent species, especially as regards the very large cusp in the outer valley (fig. 58).

In the two Water-moles of the Villány district, *D. nehringi* and *D. kormosi*, the extent of the cingulum is the same, and somewhat greater than in the forms already mentioned, as it runs also all along the posterior side of m_1 and m_2 , although it is narrow there.

In *Mygalinia hungarica* its extent is still slightly greater. In all three molars it is very faint, or absent only at a narrow strip on the outer side of the hypoconid. On the lingual side of the molars it is only present more or less distinctly round the paraconid. This in contrast with the situation in *D. pontica* (fig. 63) where the cingulum is sharply defined along a greater portion of the inner side.

In contrast with *Mygalinia hungarica* the cingulum in *Mygalea antiqua* is absent at the base of both the outer cusps. On m_1 the cingulum between them runs upward along the protoconid for a short way.

Seen at its inner side the posterior valley is narrow and the endoconid broad in recent *Desmana*; in *D. nehringi* much so (fig. 62). In the latter species the anterior valley is wide and deep and a trace of the cingulum forms its lower border. In *D. thermalis* the anterior valley is less broad and deep, the cingulum appears at some distance beneath its bottom, and the posterior side of the endoconid exhibits a low crest descending to the cingular wing (fig. 61). In the English Water-mole (fig. 57) the meta- and the endoconid are about equally broad. In recent *Galemys* both these cusps are narrow, the valleys wide and often furnished with an eminence in the middle (fig. 59b).

Among the other Water-moles it is *D. kormosi* (fig. 55) which most closely approaches *D. nehringi* by reason the ant.-post. elongated and blunt endoconid. On the others, viz. *G. semseyi*, *D. pontica*, *Mygalinia hungarica* (fig. 54) and *Mygalea antiqua*, when seen from the inner side, the endoconid is less different from the metaconid. In all the valley between these cusps is sharp at the base and nowhere furnished with any knob.

In *Gal. semseyi* the cingulum is more reduced than in any other fossil Desman. By the absence of the cingulum along the outer portion of the anterior side of the molars (KORMOS, 1913, Pl. VI, fig. 2a) the spaces between them are large and deep, though not so much so as in recent *Galemys*.

Vertebrae.

Pl. X, figs. 8-11, text figs. 65-67.

Neither cervical, dorsal nor lumbar vertebrae are present of any fossil Water-mole. An almost complete sacrum (Pl. X, fig. 8) has been preserved only of *D. nehringi*, Villány-Kalkberg, (Coll. Dr. KORMOS), and it is striking how closely it resembles



- Fig. 1. *D. kormosi*, Csarnóta. Mand. sin. with p_2 , p_4 , m_2 , m_3 , ext.; $3\times$. Coll. K., Bud., 4. (see tfs. 40, 48a).
 Fig. 2. *D. kormosi*, Beremend. Mand. sin. with p_4 , m_1 , m_3 , ext.; $3\times$. Coll. K., Bud., 2. (see tfs. 48b, 55d).
 Fig. 3. *D. kormosi*, Beremend. Mand. dext. with m_2 , int.; $3\times$. U. N. M., Bud. 3953. (see tf. 32a).
 Fig. 4. *Gal. pyrenaicus*. Mand. sin. with i_1 - m_3 , int.; $3\times$. Leiden Museum, cat. e.
 Fig. 5. *Gal. semseyi*. Mand. dext. with p_4 - m_3 , int.; $3\times$. Type. (see textfs. 33b, 49, 64).
 Fig. 6. *Mygalinia hungarica*. Mand. dext., with p_4 - m_3 , ext.; $4\times$. U. G. A. 5069B. (see tfs. 47, 54).
 Fig. 7. *Mygalinia hungarica*. Asc. ramus of mand. dext., int.; $3\times$. U. G. A. 5069A. (see tf. 36).
 Fig. 8. *D. nehringi*, Vill.-Kalkb. Sacrum with portion of hipbones and left acet., above; $1\frac{1}{2}\times$. Coll. K., Bud.
 Fig. 9. *D. m. magna*. Caudal vert., a B, right side (see tf. 65a); b D, c E and d F, above; $1\frac{1}{2}\times$. M 6149.
 Fig. 10. *D. thermalis*. Caudal vert., a A (see tf. 66) and b B, above; $3\times$. Coll. K., Bud.
 Fig. 11. *D. nehringi*, Vill.-Kalkb. Caudal vert., above; $3\times$. U. N. M., Bud. 4039. (see textfig. 67).
 Fig. 12. *D. nehringi*, Vill.-Kalkb. Scapula sin., outer side; $1\frac{1}{2}\times$. Same coll.
 Fig. 13. *D. nehringi*, Vill.-Kalkb. Radius sin., ant.; $1\frac{1}{2}\times$. U. G. A., Bud., 3680.
 Fig. 14. *D. thermalis*. Prox. half of ulna dext., ant.; $1\frac{1}{2}\times$. U. G. A., Bud., 4743A.

that of the recent *Desman*. In both it consists of 5 vertebrae, ¹⁾ strongly anchylosed to each other and to the iliac bones; the sutures are no longer observable anywhere. The centra of the vertebrae are undamaged in the fossil specimen. The coössified spinal processes have got lost, the portion belonging to the third vertebra excepted. The transverse processes of the three foremost sacrals are anchylosed to the hip-bones, those of the fourth are absent in the Water-moles, and those of the hindermost have been broken off in the fossil. At the first sacral the articular surface of the right praezygapophyse has been preserved. The two hindermost consist of the centra only, all processes of these slender vertebrae having been broken off.

The total length of the sacrum measured at the inferior side of the centra is:

in *D. nehringi*

27 mm, each centrum resp: 4 - 5 - 6.5 - 6.5 - 5 mm
% of the whole length: . 15 - 18 - 24.5 - 24.5 - 18

in *D. moschata*

38.5 mm, each centrum resp: 5 - 6.5 - 9.5 - 10 - 7.5 mm
% of the whole length: . 13 - 17 - 24.5 - 26 - 19.5

in *Gal. pyrenaicus*

19 mm, each centrum resp: 2.5 - 3.5 - 4 - 4.5 - 4.5 mm
% of whole length: . . 13 - 18 - 21 - 24 - 24

From these numbers it is apparent that the two foremost vertebrae in *D. nehringi* are not quite so much shortened, the two hindermost not so much lengthened, as in the recent *Desman*, but on the whole the proportions are the same.

As regards *Gal. pyrenaicus* (the skeleton I had at hand is not quite full-grown) the fifth centrum is as long as the fourth, and the third not much longer than the second. Another notable difference is that the transverse processes of the fifth sacral are anchylosed to the ischiadic bones; in *Desmana* they are not, but the posterior portion of the pelvis is strengthened in another way, viz. by a thin bony bar connecting both sides of the pelvis at the postero-inferior angles. In *Galemys* this connection remains ligamentous, but the sacrum is relatively stronger owing to the breadth of the vertebrae.

¹⁾ I cannot subscribe to DOBSON's assertion that the sacrum of *D. moschata* numbers 6 vertebrae. It appears from the description that he mistook the last lumbar for the first sacral, or the number may be variable as in many other species.

The height, incl. spinal process, of sacral 3 is in *D. nehringi* 7.5 mm, in recent *Desmana* it is 12 mm, and in *Galemys* it is 4.8 mm. The width of sacral 4 in the three species is 2.3 mm, 3.4 mm and 1.9 mm respectively.

The portion of the sacrum of *Desmana moschata* aff. *hungarica*, from Ahrensburg-Stellmoor, consists of the partially anchylosed three foremost sacral vertebrae of a not yet adult animal. The epiphyses have got lost, and the coössification with the iliac bones, with the hinder sacral vertebrae and with the chevron bones has not yet been effected. The specimen is slightly smaller than the analogous sacral portion of the skeleton of *D. moschata* at hand, which is a rather strong one. Undoubtedly, when full-grown, the fossil specimen would have exceeded the recent bone in size, as does the tibia from Meiendorf. Since, during growth, the proportions of such bone-complex continuously change, a comparison of the measurements with those of the recent sacrum would be of little use.

Some caudal vertebrae have been gathered, namely 9 from the Forest-Bed (M 6149A-I), 2 of *D. thermalis* (Coll. Dr. KORMOS, Budapest) and 1 specimen of *D. nehringi* (Coll. Zool. Abt. Ung. Nat. Mus., Budapest No. 4039). Whether some of these specimens may have belonged to the same skeleton cannot be made out.

The proportional length, width and height of four (A-D) of the English caudals agree fairly well with the numbers 4, 5 or 6 of the recent *Desman*. The form (Pl. X, fig. 9a, b; text fig. 65a, b) is similar: no spinal nor articular processes, no trace of neural arch, narrow transverse processes, very elongated from the front backwards, furnished with a thickened border and pierced in the middle by a wide foramen for the blood-vessel. A pair of strong metapophyses betray powerful tendons for the motion of the large, laterally flattened tail. They are the tendons of the levator caudae internus which, "passing down the tail between the metapophyses and the transverse processes, are severally inserted into the metapophysial tubercles of the vertebrae" (DOBSON, 1883).

The five other specimens (E-I) of *D. m. magna* belong to the middle third of the tail, and agree most with numbers 10 to 15 of *D. moschata*. They are relatively longer and narrower than the preceding caudals, the foramina are no longer shut off

exteriorly, but become more and more elongated curves (Pl. X, figs. 9c, d; text fig. 65c).

The foremost (fig. 66) of the two vertebrae of *D. thermalis* agrees with D from the Forest-Bed as regards the length of the corpus and the width of the combined metapophyses, but it is distinctly thinner, which is in agreement with the slenderness of the rest of the skeleton. The transverse processes have crumbled off at the exterior border; probably closed foramina have existed. The posterior border of the metapophyses does not make an inward curve as in the English specimens, but runs in a straight line towards the median line. Also in the other caudal (Pl. X, fig. 10b) of *D. thermalis* the metapophyses are more elongated at the posterior end than in the English specimen I of the middle of the tail with which form it most agrees. The remarkable length of this specimen excepted, its measurements are about the same as in caudal H from the Forest-Bed.

Also the sole vertebra of *D. nehringi* belongs to the same region of the tail. It is considerably smaller than the geologically younger forms mentioned above, and the width is less in proportion to the metapophyses. Its form (fig. 67) very much resembles the English specimen H.

Caudal Vertebrae of *Desmana moschata*:

	No.	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Length . . .		6.7	7.7	8.3	8.6	8.6	8.6	8.6	8.7	8.8	8.8	8.6	8.5	8.5
Width . . .		7.3	7.7	7.5	7.3	7.0	7.0	6.8	6.8	6.7	6.4	5.9	5.4	5.1
Min. height . .		5.4	5.3	5.1	5.0	4.8	4.7	4.4	4.2	4.0	3.9	3.6	3.5	3.2
Width meta- pophyses . . .				6.1	6.1	5.6	5.6	5.0	4.5	4.5	4.6	4.1	3.7	3.4

Caudal Vertebrae present of *D. m. magna*

										<i>D. therm.</i>		<i>D. nehr.</i>
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	A	B	
Length . . .	7.3	7.5	7.3	7.0	7.4	7.6	7.6	7.1	7.4	7.1	7.7	6.4
Width . . .	6.5	6.7	5.9	6.0	5.9	4.6	4.6	4.7	4.3	5.5	4.9	3.8
Min. height . .	4.1	4.0	3.8	3.7	3.4	3.1	2.8	3.0	2.7	3.3	3.1	2.4
Width meta- pophyses . . .	5.3	5.0	5.0	4.5	4.1	3.0		3.3	2.8	4.5	3.4	2.8

In the fossil Desmans the metapophyses are all distinctly shorter than in the recent form; in the former they are almost half as long. In the recent skeleton at hand, just as in the English form, the metapophyses are fixed to the corpus by a curved rib running from their posterior end backwards to the median line,

where the ribs of both sides meet, and run side by side to the posterior end of the corpus, forming a more or less grooved, flat, median crest. However, in the two hindmost English specimens preserved, the short metapophyses stand quite isolated from a narrow median crest, or from some weak median ridges (fig. 65*c*). This is also the case in specimen B of *D. thermalis*. In specimen A of the latter the posterior border of the metapophyses runs differently from what we saw in the English, and in the recent form, as it does not make an inward curve, but runs straight to the median line (fig. 66). This may be a specific character, but the scarcity of the material does not allow of a decision.

It is remarkable that in recent *Desmana* the relative width and height of the caudals (27 in all) does not give any indication as to the extent of the flattened portion of the tail. Its basal part is cylindrical and thick, the posterior two-thirds become more and more flattened from side to side. The end is strongly keeled. However, the height (incl. chevron-bones) and the width (incl. transverse processes) of the vertebrae are perfectly the same throughout. DOBSON has pointed to the fact that the great additional depth is given to the tail by the large musk glands, and that the elevated dorsal crest is produced only by the integument "unsupported by large muscles and prominent spinal processes", to which the similar form of the tail in *Potamo-gale* is due. Thus, as regards the fossil Water-moles, the caudals preserved can give no indication either respecting the flattening of the tail.

In recent *Galemys* the form of the caudals shows some typical differences with those of all forms of *Desmana* mentioned above. With the exception of the three foremost pairs, the metapophyses are insignificant, forming only a broadening of the upper surface. The posterior half of this is broadened to the same extent by a pair of small wings of equal size. Thus, in contrast with the other Water-moles, the caudals when seen from above are symmetric also with respect to the transversal middle line.

Shoulder-girdle.

A fragment of the scapula is present of *D. nehringi* only, namely, a left one from Villány-Kalkberg. (Coll. Zool. Abt. Ung. Nat. Mus., Budapest. 4039). The acromion with its large process has been broken off, as has also the top of the triangular tuber on the spine (Pl. X, fig. 12).

The glenoid cavity is oval, and the coracoid process very insignificant. The anterior half of the blade exists in the fossa infraspinata only, which is a deep, narrow gutter between two strong walls: the spine and the equally elevated lower border of the blade. This gutter runs up to the posterior end of the bone, where both walls meet. The blade is broadened for its posterior half by the presence there of the narrow, flat supraspinate fossa, and still farther backwards, where the spine is highest, the blade becomes also broadened on the inferior side of the infraspinate gutter.

Scapula	<i>D. nehr.</i>	<i>D. mosch.</i>	<i>Gal. pyr.</i> ¹⁾ juv.
1. Total length	24.8	37.5	17.6
2. Max. width of the blade	7.8	12.5	5.0
3. Anterior width of the blade	2.3	3.0	1.4
1 : 2	3.18	3.00	3.52
2 : 3	3.39	4.17	3.57

In recent *Desmana* the scapula is of a similar build, but the blade is relatively somewhat broader and the spine higher. Moreover, where the supraspinate fossa fades out anteriorly, its upper border continues forward as a crest disappearing in the neck of the bone. This crest is absent in the fossil specimen.

In recent *Galemys* the scapula is rather different: the triangular eminence of the spine is situated at the posterior end of the latter, and the blade is broadened only at its extremity. The large acromial process stands here at right-angles to the axis of the bone, and shows at its base a protuberance of the same size as the coracoid process, from which it is separated by a deep, narrow valley. In *Desmana* the acromial process is directed distinctly forward, and there is no trace of a protuberance at its base, nor of a valley.

The only fossil clavicle preserved is that of *M. antiqua* (fig. 68). It is a robust one, as compared with the same bone in both recent Water-moles, especially as regards the proximal end with the articulation for the sternum. Here a thick collar, with deep grooves for ligament-attachment, borders the terminal facet. At the posterior side of the bone a deep, broad groove runs parallel to this thickened border. In recent Water-moles there is no trace

¹⁾ DOBSON mentions a length of 20 mm, KORMOS (1938) of 20.2 mm for full-grown specimens.

of this groove, and the border of the sternal facet is only perceptible in *D. moschata* (fig. 69b), but by far not so thick. The shaft in the fossil species is flattened from the front backwards, and in the middle of its inferior margin bears a projection for muscle attachment, which is absent in recent Desmans. In *Talpa* this projection is thick and stout (fig. 69c). In *Galemys* (fig. 69a) the shaft is almost cylindrical. Also in *D. moschata* the height and the thickness are about equal, although here the shaft has a sharper edge.

The measurements of the clavicles are in mm:

	<i>M. ant.</i>	<i>G. pyr.</i>	<i>D. mosch.</i>
1. Length	8.4	7.4	14.8
2. Max. diam. of prox. end	3.5 ⁵	2.8	5.1 ⁵
3. Max. diam. of dist. end	2.5	1.9	4.0
4. Min. height of shaft	1.2 ⁵	0.8 ⁵	1.4 ⁵
5. Thickness of shaft	0.8 ⁵	0.9	1.6
1 : 2	2.37	2.64	2.87
1 : 3	3.36	3.89	3.70

Fossil specimens of Humerus examined:

Pl. XI, figs. 1-9; text figs. 70-72.

Desmana moschata hungarica, Peskö-cave. Ung. Geol. Anst., Bud.:
Ob/5382A Shaft of left humerus with trochlea.

Desmana moschata moravica.

- 1 Right humerus, slightly damaged at top of minor tuberosity and at both sides of distal epiphyse.
- 5 Left humerus, slightly damaged at tuberosities (STEHLÍK, Pl. VI, fig. 25).
- 7 Right humerus, slightly damaged at tuberosities and at outer side of distal epiphyse. Fig. 72.

Desmana moschata magna.

- M 6151 Right humerus, undamaged. Pl. XI, fig. 1.
M 15151 Shaft and isolated trochlea of right humeri.

Desmana thermalis.

Ung. Geol. Anst., Bud.:

- Ob/4743A Right humerus, damaged at outer side of distal epiphyse and trochlea. Pl. XI, fig. 2.
Ob/4743B Right humerus, slightly damaged at both sides of distal epiphyse.

Desmana nehringi, Villány-Kalkberg. Ung. Geol. Anst., Bud.:

Ob/3680A Left humerus, slightly damaged at minor tuberosity.
Pl. XI, fig. 3.

Ob/3680B Right humerus, slightly damaged at both sides of
distal epiphyse.

Ob/4739A Left humerus, without distal epiphyse, slightly
damaged at proximal end.

Ob/4739B Left humerus, lacking proximal epiphyse and lateral
half of distal.

Naturhist. Mus., Basle:

U.P. 80 Right humerus, undamaged. Pl. XI, fig. 4.

Zool. Abt. Ungar. Nation. Mus., Bud.:

4039 Left humerus, lacking lateral epicondyle.

Geol. Pal. Inst. u. Mus. Univ., Kiel:

Left humerus, damaged at trochlea.

Desmana kormosi.

Coll. Kormos, Bud.:

1 Right humerus, fairly complete, only slightly damaged at
outer side of trochlea and at outer condyle, Csarnóta. Pl. XI,
fig. 7; text-fig. 70.

2 Left humerus, lacking proximal epiphyse, Csarnóta. Pl. XI,
fig. 5.

Zool. Abt. Ung. Nation. Mus., Bud.:

4045 Right humerus, damaged at both tuberosities and at the
outer side of distal epiphyse, Beremend. Pl. XI, fig. 6.

Mygalinia hungarica.

Ob/5070F Left humerus damaged only at proximal epiphyse.
Pl. XI, fig. 9.

Mygalea antiqua.

1 Left humerus, lacking caput, and damaged at shaft and both
extremities. Type. (BLAINVILLE, Ost. Ins. Pl. XI). Fig. 71.

2 Portion of left humeral shaft.

The upper-arm bones of all fossil Water-moles represented are rather similar to each other and to the recent forms. The proximal end is characterised by a strong minor tuberosity projecting higher than the major, and pierced by a tunnel. A sharp crista runs downward from the posterior side, giving attachment to the mighty latissimus dorsi muscle, and ending

Humerus	D.m.	D.m. hung.		D.m. magna			D.m. morav.	
	Leiden	G.A.,B.	Kormos	British Mus.			Museum Brn	
	cat. a	5382 a	1916	M 6151	M15151A	M15151B	1	5
1. Length	23.6	—	24.8	20.4	—	—	—	21.0
2. From for. epic. to dist. end of lat. crest	5.2	5.0	—	5.4	5.3	—	5.3	5.4
3. From top of troch. to end of lat. crest	12.4	—	—	10.5	—	—	—	10.7
4. From distal end of lat. crest to base	11.3	—	—	10.7	—	—	10.6	10.7
5. Width of proximal epiphyse	8.5	—	9.0	7.1	—	—	7.0	7.4
6. Minimal width of shaft	4.1	4.3	—	3.5 ⁵	3.6	—	3.7	3.8
7. Minimal thickness of shaft	3.3	3.8	4.4	30.	2.8	—	2.6	2.8
8. Width of distal epiphyse	12.1	—	13.0	11.1	—	—	± 10.7	11.1 ± 1
9. Maximal width of trochlea	5.5	5.7	—	4.6	—	4.7	4.7	4.7
10. Maximal height of trochlea (ant.)	2.6	2.5	—	2.4	—	—	2.2	2.2
3 : 4 Relative extension of lat. dorsi crest	1.10	—	—	0.98	—	—	—	1.00
6 : 7 Relative flatness of shaft	1.24	1.13	—	1.18	1.29	—	1.39	1.36
8 : 9 Relative size of trochlea	2.20	—	—	2.41	—	—	—	2.36
1 : (6 × 7) Relative slenderness of bone	1.74	—	—	1.92	—	—	—	1.97

with a curve forward (figs. 70–72). Another crest, equally strong, for the pectoral muscle, has its origin on the top of the same tuberosity and, taking its course parallel to the first, but on the anterior surface of the bone, ends there just halfway the height and width of the shaft. (According to DOBSON, in Watermoles the deltoid muscle does not reach farther down than the distal end of the major tuberosity). Between these two crests which make the medial upper half of the bone flat and oval, runs the groove for the tendon of the biceps, which pierces the thick upper portion of the pectoral crest so that two foramina occur in the minor trochanter, one at the top, the other at the medial side. A low ridge runs from the lowest extremity of this trochanter to the end of the pectoral crest, forming with the latter the V-shaped figure on the anterior side characteristic of all Talpidae. The major trochanter exhibits the large articular surface for the clavicle.

On the lower half of the bone the greatly expanded entocondyle gives evidence of strong flexor muscles of the fore-arm. The primitive elongated epicondylar foramen opens at the

therm.	Desmana nehringi							D. kormosi			M. hung.	M. ant.	G. pyr.	Talp. indet.	
., Bud.	Basle	N.M.B.	Geol. Anstalt, Bud.				G.M.	coll. Kormos		N.M.B.	G.A.,B.	M.H.N.	Lei- den	Geol. A., B.	
A 4743 B	UP 8o	4039	368oA	368o B	4739A	4739 B	Kiel	1	2	4045	5070 F	Paris	cat. a	5070G	5074A
18.9	17.5	17.6	17.7	16.9	-	-	16.4	14.3	juv.	± 14.4	11.2	12.7	13.5	-	-
4.8	5.2	5.3	5.2	5.1	-	-	4.6	4.2	3.9	4.2	3.1	3.7	3.9	-	3.0
9.6	9.4	9.1	9.3	9.0	8.6	-	8.5	7.2	-	-	5.5	6.2	5.7	-	-
9.9	9.4	9.5	9.4	9.0	-	-	8.5	7.6	7.0	7.7	5.8	6.1	7.4	-	-
7.0	6.5	6.55	6.2+	6.4	6.1+	-	6.1	4.7	-	-	± 3.5	4.8	4.6	-	-
3.8	3.0	3.1	3.0	2.9	3.0	3.1	2.6	2.3	2.1	2.3	1.4	2.1	1.9	1.45	3.2
2.7	2.4	2.5	2.5	2.4	2.4	2.6	2.3	2.0	1.9	2.0	1.4	1.9	1.8	1.3	2.8
± 10.0	8.9	-	-	-	-	-	7.9+	± 7.0	± 6.4	± 7.0	5.5	± 6.8	6.5	-	-
4.6	3.9	-	-	3.8	-	-	-	3.4	3.0	3.2	2.4	3.0	2.7	1.9	-
2.2	2.1	-	-	2.1	-	-	-	1.7	1.4	1.6	1.2	1.6	1.5	1.1	-
0.97	1.00	0.96	0.99	1.00	-	-	1.00	0.95	-	-	0.95	1.02	0.77	-	-
1.40	1.25	1.24	1.20	1.21	1.25	1.19	1.13	1.15	1.11	1.61	1.00	1.11	1.05	1.11	1.14
± 2.17	2.28	-	-	-	-	-	-	± 2.06	± 2.10	2.19	2.29	2.27	2.41	-	-
1.84	2.43	2.27	2.36	2.44	-	-	2.74	3.11	-	+ 3.13	5.71	3.04	3.95	-	-

front side of the bone into a wide deep fossa where the mighty flexor muscle of the digits has its origin. The fossae above the trochlea, the coronoid as well as the olecranon fossa, are flat and insignificant.

The following slight differences in the several fossil forms can be observed: The shaft of the humerus of *D. m. hungarica* is remarkably little flattened, ¹⁾ the anterior side of the trochlea is low, and the distance from the epicondylar foramen to the latissimus dorsi crest short, because the latter is much extended downwards.

Besides by its smaller size the humerus of *D. m. moravica* can be distinguished from the recent one by the more flattened shaft, the relatively broader epicondylar, somewhat smaller trochlea, and by the fact that the sharp crest for the great dorsal reaches less far down along the medial side, whereby the distance to the epicondylar foramen is absolutely the same

¹⁾ ЕНІК (1915) gave 5.8 mm as the minimal diameter of the shaft from Piskö (Ob/5382a). This will be a misprint for 3.8 mm, which is the number I found (cfr. Table IV).

in both. The beaked protuberance in which the major tuberosity ends does not occur in the recent bone. This projection has been mentioned by KORMOS of *D. thermalis* also, the humerus of which is much like that of *D. m. moravica*. In the former bone, however, the epiphyses are narrower and the proximal portion is slightly flatter, as the caput is directed somewhat more sideways and not quite so much forwards as in the forms mentioned above. In the specimens described by KORMOS (No. 1 of our Table) the lat. dorsi crest does not quite reach the minor trochanter. However, in No. 2 of the same species, just as in the Forest-Bed bone, in the recent bone at hand and in one of the Moravian bones, the sharp crest runs over uninterruptedly into the high crest which forms the inferior border of the minor trochanter at the posterior side of the bone. In both the other Moravian bones the situation resembles that in No. 1 of *D. thermalis*. On the whole the muscle-attachments are somewhat variable in strength and extent, according to the age of the animal.

The fine complete English humerus in Pl. XI, fig. 1 is of the same size and the same form at both ends as those from Stránská skála, but the shaft is distinctly rounder. The English fragment M 15151A, however, approaches more nearly the bones of *D. m. moravica* in this respect.

The humerus of *D. nehringi* is smaller and more slender but does not differ materially from those of the species mentioned above. Its only distinct character is that the anterior-posterior diameter is almost the same all along the shaft, while, in the geologically younger forms mentioned above, the superior half of the shaft is much thicker, owing to the greater prominence of the lat. dorsi and also of the pectoralis crest.

The smaller upper-arm bone of *Desmana kormosi* is more slender, the shaft rounder, and the epicondylus less expanded in proportion to the trochlea. The incisura between the latter and the entocondyle is remarkably deep and wide in one specimen (Pl. XI, fig. 7). The crista pectoralis ends considerably farther down than does the lat. dorsi crest, while in most Watermoles they end at about equal height. The size is about the same as that in *Gal. pyrenaicus*, but the latter differs from that of all the forms mentioned by the shortness of both muscle crests, by an almost cylindrical shaft and by the weakness of the ulnar portion of the trochlea.

In Polgardi the very slender, fairly complete, upper-arm bone of *Mygalinia hungarica* has been saved (Pl. XI, fig. 9). It is distinctly smaller than that of *D. kormosi*; moreover, the shaft is cylindrical and very thin.

The sorry state of the type humerus of *Myg. antiqua* has been mentioned above (p. 205). The middle portion of a humeral shaft from the same locality being of equal size, enabled me to draw figure 71. It agrees more with *Desmana* than with *Galemys*. The proportions of the bone resemble those in *D. kormosi*; but it is still somewhat shorter than the humerus of *Galemys*. The distal end of the oval attachment of the great dorsal lies exactly in the middle of the inner height of the bone. The pectoral crest likewise ends at the same level. The oval plate is not yet much expanded, its ant.-posterior dimension being only $\frac{1}{2}$ of that of the shaft at the same place, whereas in *Myg. hungarica* it is $\frac{2}{3}$ and in the geologically younger Water-moles it is as much as $\frac{3}{4}$ to $\frac{4}{5}$.

Fore-arm.

Of four Hungarian species fragments of the ulna have been preserved, namely, of *D. thermalis* the proximal portions of three right, and of one left, bone (Ung. Geol. Anst., Bud., Ob/4743A-D), of *D. nehringi* the proximal portion of a right ulna from Villány-Kalkberg, of *D. kormosi* that of a left one from Csarnóta (both in coll. Dr KORMOS, Bud.). In the first-mentioned collection there is also the proximal portion of a right ulna of *Mygalinia hungarica* (Ob/5070H), from Polgardi.

For the rest, only of *Mygalea antiqua* have fragments of the ulna been saved, namely, the proximal half of a right bone (fig. 74) and the middle portion of a left one. Of the former the top of the olecranon has been broken off; the border of the radius facet is damaged. The other fragment is too mutilated to allow of the measurements being taken. Like the humerus, the bones are more robust than in *Gal. pyrenaicus*, and approach *D. kormosi* in proportions and size.

All the specimens have been broken off at some distance below the radius-facet. As might be expected, the greatly developed olecranon is relatively the most expanded in *D. thermalis*, the least in *D. kormosi*. The anterior border of the olecranon is sigmoid in *D. thermalis* as well as in recent *Desmana*, being convex above the anconeal process, but in *D. nehringi* and

	<i>D.</i> <i>mosch.</i>	<i>D.</i> <i>therm.</i>	<i>D.</i> <i>nehr.</i>	<i>D.</i> <i>korm.</i>	<i>M.</i> <i>ant.</i>	<i>M.</i> <i>hung.</i>	<i>G.</i> <i>pyr.</i>
Ulna							
1. Max. extent of olecr. wing	9.3	7.5-7.3	—	5.7	—	—	
2. Ant.-post. diam. (max.) above proc. anc. . . .	5.3	4.0	3.1	3.0	2.85	2.1	2.5
3. Length of artic. surfaces	6.6	4.7-4.6	4.7	3.5	3.3	2.7	3.4
4. Width of idem (max.) .	4.0	3.4-3.3	2.9	2.1	± 2.0	1.5	—
5. Width of post. side . .	2.5	2.0	1.8	1.8	1.7	1.2	1.3
3 : 4	1.65	1.38	1.62	1.71	± 1.65	1.80	—

in *M. hungarica* the border is concave there, and higher up it is almost straight. In *D. kormosi* it is straight except for a very short convexity just above the anconeal process, and this is the reason why the ant.-post. diameter is the same as in *D. nehringi*.

The length of the sigmoid fossa + the radius facet is relatively the greatest in *D. nehringi*, their width proportionally the smallest in *Mygal. hungarica*, in accordance with the slenderness of the other limb-bones.

There are only two fossil specimens of a radius among the material, namely, an almost undamaged left radius of *D. nehringi* from Villány-Kalkberg (Ung. Geol. Anst., Bud., Ob/3680), and the proximal half of the right radius of *Mygalea antiqua*. As in recent *Desmana*, the length of the Hungarian bone (Pl. X, fig. 13) does not differ materially from that of the humerus. In the fossil species the bone is more slender again, the shaft rounder and the epiphyses less strong relatively. At both ends the muscle-attachments extend less far along the shaft, while at the distal extremity, the broad grooves end where they meet. In the Russian *Desman* the resulting single groove continues for a considerable distance up the more flattened shaft.

	<i>D.</i> <i>mosch.</i>	<i>D.</i> <i>nehr.</i>	<i>Myg.</i> <i>ant.</i>	<i>Gal.</i> <i>pyr.</i>
Radius				
1. Length	24.0	17.8	—	14.9
2. Prox. width	4.4	3.3	2.35	2.2
3. Ant.-post. diam. there . . .	2.4	1.8	1.65	1.3
4. Max. diam. at middle of shaft . .	2.4	1.6	1.2	1.1
5. Min. diam. at middle of shaft . .	1.5	1.3	1.0	0.9
6. Width of distal end	4.3	2.9	—	2.2
7. Ant.-post. diam. of distal end . .	3.0	2.0	—	1.5
8. From top to inf. border of circular spot.	5.5	3.7	2.5	2.8
1 : 6	5.58	6.13	—	6.77
1 : 8	4.36	4.75	—	5.32
4 : 5	1.60	1.23	1.20	1.22

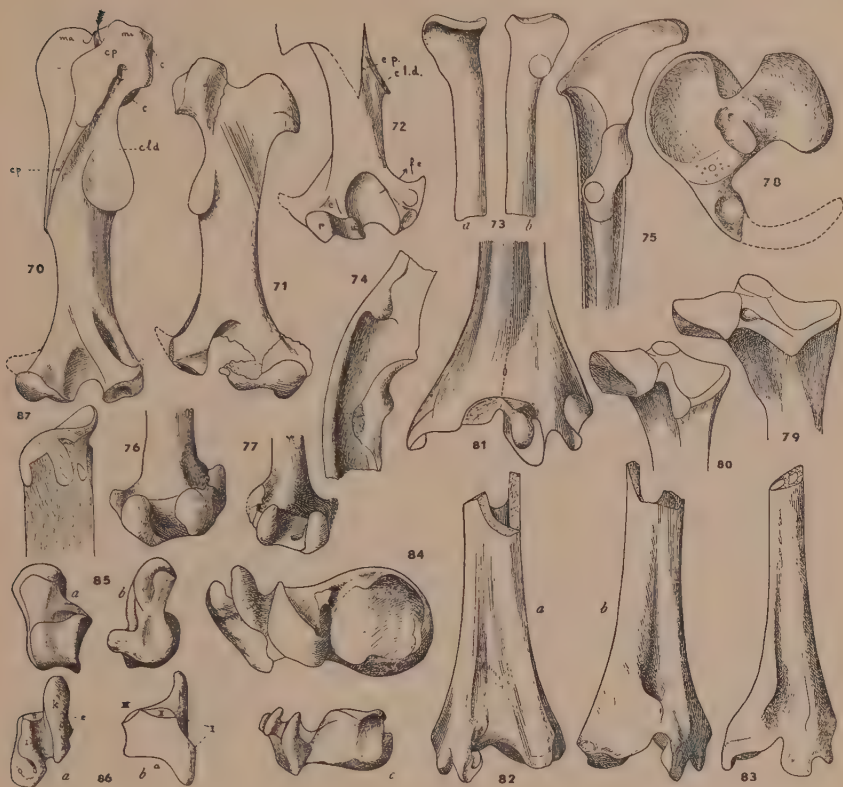


Fig. 70. *D. kormosi*, humerus dext., ant.-med.; $3\frac{1}{2}\times$ (of Pl. XI, fig. 7). ma major, mi minor tuberosity; cp crista pect., c caput, cld cr. lat. dorsi; arrow through bicipital tunnel.

Fig. 71. *Mygalea antiqua*, hum. sin., type (restored), ant. (slightly inward); $3\frac{1}{2}\times$.

Fig. 72. *D. m. moravica*, hum. dext., ant.; $13\frac{1}{4}\times$. fe for. entepicond., c coronoid fossa, r and u artic. surf. for radius and ulna. Brno Mus., no. 7.

Fig. 73. *Mygalea antiqua*, radius dext., prox. half, $3\frac{1}{2}\times$. a. ant., b. post.

Fig. 74. *Mygalea antiqua*, ulna dext., ext.; $3\frac{1}{2}\times$.

Fig. 75. *D. kormosi*, Csarnóta, prox. half of ulna sin., ant.; $3\frac{1}{2}\times$. Coll. K., Bud.

Fig. 76. *D. m. moravica*, distal half of right femur, post.; $13\frac{1}{4}\times$. (of Pl. XI, fig. 11).

Fig. 77. *D. therm. tegelensis*, distal half of left femur, post.; $13\frac{1}{4}\times$. (of P. XI, fig. 13c).

Fig. 78. *D. m. magna*, tibia sin., prox.; $3\frac{1}{2}\times$. Brit. Mus. M 6150. (of Pl. XI, fig. 17).

Fig. 79. *D. m. moravica*, prox. end of tibia sin., post.; $3\frac{1}{2}\times$. Brno Mus., no. 5.

Fig. 80. *D. nehringi*, prox. end of tibia sin., post.; $3\frac{1}{2}\times$. Ung. Nat. Mus., Bud., 4039.

Fig. 81. *D. m. moravica*, distal end of tibia-fibula, dext., post.; $3\frac{1}{2}\times$, Brno Mus. The dotted line indicates the line of fusion between tibia and fibula.

Fig. 82. *Mygalea antiqua*, tibia sin., a. ant., b. post., c. below, $3\frac{1}{2}\times$.

Fig. 83. *D. kormosi*, tibia-fibula dext. (reversed), ant.; $3\frac{1}{2}\times$. Coll. K., Bud. no. 2.

Fig. 84. *D. m. hungarica*, tibia-fibula, sin., below; $3\frac{1}{2}\times$. Geol. Anst., Bud., 5383.

Fig. 85. *Mygalea antiqua*, astragalus dext., a. above, b. int., $3\frac{1}{2}\times$.

Fig. 86. *Mygalea antiqua*, naviculare sin., a. below, b. int.-above; $3\frac{1}{2}\times$. k keel, a astr. facet, c calc. facet, I, II, III facets for the cuneiformes.

Fig. 87. *D. thermalis*, metatarsal V, dext., int.; $3\frac{1}{2}\times$. (of Pl. XI, fig. 24).

The French fragment (fig. 73) is slightly more robust than in *Gal. pyrenaicus* and also somewhat shorter, thus agreeing with the type humerus.

Hip-girdle.

Only a portion of the pelvis of *D. nehringi*, from Villány-Kalkberg, has been saved, firmly coössified with the sacrum described above (Pl. X, fig. 8). The pubic bones have got lost. The ischium is represented by the acetabulum (no part of either the ilium nor the pubic bone entering into it), and at the left side by a short portion behind it. The iliac bones are strongly anchylosed to the sacrum; their anterior ends are lacking. The distance between the anterior borders of the acetabula is 12.8 mm.

In the Russian *Desman* the pelvis is firmly built: ischium and pubis are strongly coössified at their posterior end, forming a broad vertical bone shutting off the wide egg-shaped obturatum foramen. The bones of both sides are widely separated, but connected to each other below by a thin bony bridge curved downwards and slightly forwards. Only the iliac bones are anchylosed to the sacrum, which is relatively slender, and the last vertebra of which shows two short transverse processes which end at a considerable distance from the ischiadic bones.

In *Galemys*, on the contrary, the pelvis is rather weak; ischium and pubis run parallel and do not diverge backwards as in *Desmana*. The necessary support is given by the coössification of the ischium to the last vertebra of the sacrum, a connection not occurring in *Desmana*. Moreover, in *Galemys* the transverse bridge between the two sides of the pelvis is ligamentous in the young skeleton at hand, which is that of a male, for according to PUISSÉGUR (1935), in females there is no symphyse at all. This author has not observed the coössification between ischium and sacrum.

Fossil specimens of Femur examined:

Pl. XI, figs. 10-15. Text figs. 76 and 77.

Desmana moschata hungarica.

- Ob/5381 Right femur, damaged at minor trochanter.
Pilisszántó-cave. (KORMOS 1916, Pl. 23, fig. 1). Pl. XI,
fig. 10.
- Ob/5382b Left femur, lacking third trochanter and distal
epiphyse. Peskó-cave.

Desmana moschata moravica.

- 1 Right femur, undamaged (STEHLÍK, 1934, Pl. VI, fig. 26).
Pl. XI, fig. 11, text fig. 76.
- 3 Right femur, lacking caput (STEHLÍK, 1934, Pl. VI, fig. 27).
- 5 Left femur, slightly damaged at the extremities.

Desmana thermalis.

Ung. Geol. Anst. Bud.:

- Ob/4743A Right femur, undamaged. Pl. XI, fig. 12.
- Ob/4743B Right femur, lacking portion of distal epiphyse and
top of major trochanter.
- Ob/4743C Proximal end of right femur, without third tro-
chanter.

Coll. KORMOS, Bud.:

- 1 Left femur, proximal half, damaged at minor trochanter.
- 2 Distal fragment of left femur, lacking endocondyle.

Desmana thermalis tegelensis.

Zoolog. Museum, Amsterdam:

- 1 Left femur, lacking distal epiphyse, and slightly damaged
at major trochanter. Pl. XI, fig. 13a and b.

Geological Survey, Haarlem:

- 2 Left femur, distal half, slightly damaged at epicondyle.
Pl. XI, fig. 13c.

Desmana nehringi

Coll. KORMOS, Bud.:

- 1 Left femur, undamaged.
- 2 Left femur, lacking caput, third and major trochanter and
damaged at distal epiphyse, Villány-Kalkberg.

Zool. Abt. Ungar. Nationalmus. Bud.:

- 4039 Left femur, slightly damaged at entepicondyle. Villány-
Kalkberg.

Ung. Geol. Anst. Bud.:

- Ob/3680 Right femur, undamaged. Villány-Kalkberg. Pl. XI,
fig. 14.

- Ob/4739 Right femur, lacking caput and nearly the whole
distal epiphyse. Villány-Kalkberg.

Nat. Hist. Mus., Basle:

- U.P. 79 Right femur, lacking distal epiphyse.

Desmana kormosi

Coll. KORMOS, Bud.:

- Distal half of right femur, slightly damaged at epicondyle.
Csarnóta.

Zool. Abt. Ung. Nationalmus. Bud.:

- 4045A Right femur, undamaged. Beremend. Pl. XI, fig. 15a.
4045B Right femur, slightly damaged at caput and major trochanter. Beremend. Pl. XI, fig. 15b.

The thigh-bone of *D. hungarica* has been described and figured by KORMOS (1916) and compared with a rather weak bone of the recent Desman. The size, however, is distinctly larger, and the crests and muscle attachments somewhat more pronounced than in the recent bone. On the whole I found the proportions to agree most with the Moravian form (Cfr. Table V.).

No femur of the Forest-Bed Desman has been found yet.

The thigh-bone of *D. moschata moravica* is smaller and more slender than the only femur of recent Desmana at hand, since, just as in the humerus, the shaft is longer in proportion to the epiphysial portions. It is also less flattened, and the epiphyses are less broad. Further, the neck of the caput is more slender, and the crest along its anterior side is sharper. The head is directed somewhat more forward and not so much inward as in the recent bone. The top of the rather long major trochanter is more compressed from side to side, and the third trochanter more elongated.

The femur of *Desmana thermalis* much resembles that of *D. m. moravica*. It is of the same size, but is not quite so much flattened, and the width of the combined condyles is somewhat less relatively. The proximal portion is flatter: the trochanter major is broader, its longitudinal anterior crest is less sharp and broadens towards the top. It surpasses the caput considerably, because the latter is directed slightly more inward, and less upward and forward, than in the Moravian species. The minor trochanter is somewhat more prominent, and thus, seen from the posterior side, the base of the triangle formed by the tops of the three trochanters is broader in relation to its height than is the case in both the other forms mentioned. The trochanter tertius has a greater longitudinal extent and its extremity is less thickened at the posterior side, thus the portion between the latter and the trochanter minor is flat, and not concave as it is in the others. The condyles are slightly less thick. The trochlea is sharply separated by a groove from the ectocondylus. In *D. moravica* both these articular surfaces merge almost imperceptibly over into each other by a narrow bridge. However, this character



- Fig. 1. *D. m. magna*. Humerus dext.; a. ant.-int., b. post.-int.; $1\frac{1}{2}\times$. M 6151.
 Fig. 2. *D. thermalis*. Humerus dext., post.; $1\frac{1}{2}\times$. Ung. Geol. Anst., Bud., 4743A.
 Fig. 3. *D. nehringi*, Vill.-Kalkb. Humerus sin., ant.; $1\frac{1}{2}\times$. Ung. Geol. Anst., Bud., 3680A.
 Fig. 4. *D. nehringi*, Vill.-Kalkb. Humerus sin., post.; $1\frac{1}{2}\times$. Nat. Hist. Mus., Basle, U. P. 80.
 Fig. 5. *D. kormosi*, Csarnóta. Humerus sin., ant.; $1\frac{1}{2}\times$. Coll. K., Bud., 2.
 Fig. 6. *D. kormosi*, Beremend. Humerus dext., ant.; $1\frac{1}{2}\times$. Ung. Nat. Mus., Bud., 4045.
 Fig. 7. *D. kormosi*, Csarnóta. Humerus dext., post.; $1\frac{1}{2}\times$. Coll. K., Bud., 1. (see textfig. 70).
 Fig. 8. *Talpide* indet., Polgardi. Shaft of humerus sin., ant.; $3\times$. U. G. A., Bud. 5070G. (see textfig. 99).
 Fig. 9. *Mygalinia hungarica*. Humerus sin., ant.-int.; $3\times$. U. G. A., Bud., 5070F.
 Fig. 10. *D. m. hungarica*, Pilisszántó Cave. Femur dext., post.; $1\frac{1}{2}\times$. U. G. A., Bud., 5381.
 Fig. 11. *D. m. moravica*. Femur dext., post.; $1\frac{1}{2}\times$. (see textfig. 76). Brno Mus., no. 1.
 Fig. 12. *D. thermalis*. Femur dext., ant.; $1\frac{1}{2}\times$. U. G. A., Bud., 4743A.
 Fig. 13. *D. thermalis tegelensis*. a. femur sin., ant.; $1\frac{1}{2}\times$; b. post. $2\times$; c. distal end of femur sin., post.; $1\frac{1}{2}\times$. (see textfig. 77).
 Fig. 14. *D. nehringi*, Vill.-Kalkb., a. femur sin., ant., Coll. K., Bud.; b. femur dext. post.; U. G. A., Bud. 3680. $1\frac{1}{2}\times$.
 Fig. 15. *D. kormosi*, Beremend. Femur sin., a. ant., b. post.; $1\frac{1}{2}\times$. U. N. M., Bud., 4045 A and B.
 Fig. 16. *D. thermalis*. Tibia-fibula sin., ant.; $1\frac{1}{2}\times$. U. G. A., Bud. 4743A.
 Fig. 17. *D. m. magna*. Prox. epiphys of tibia sin.; $1\frac{1}{2}\times$. M 6150. (see textfig. 78).
 Fig. 18. *D. m. moravica*. Distal half of tib.-fib. sin., ant.; $1\frac{1}{2}\times$. Landesmus., Brno, 5.
 Fig. 19. *D. nehringi*, Beremend. Tib.-fib. dext., post.; $1\frac{1}{2}\times$. U. Nat. Mus., Bud. 4038.
 Fig. 20. *D. kormosi*, Csarnóta. Tibia-fibula sin., ant.; $1\frac{1}{2}\times$. Coll. K., Bud., 1.
 Fig. 21. *D. m. magna*. Metatarsal I dext., ant.; $1\frac{1}{2}\times$. M 15149A.
 Fig. 22. *D. m. magna*. Metatarsal IV dext., medial side; $1\frac{1}{2}\times$. M 15149B.
 Fig. 23. *D. nehringi*, Vill.-Kalkb. Metatarsal IV dext., med.; $3\times$. U. N. M., Bud., 4039.
 Fig. 24. *D. thermalis*. Metatarsal V, dext., lat.; $3\times$. U. G. A., Bud. 4743A. (see textfig. 87).
 Fig. 25. *D. m. magna*. Phalanx IV dext., ant.; $1\frac{1}{2}\times$. M 6152.
 Fig. 25. *Talpide* indet., Polgardi. Distal half of tib.-fib. dext., ant.; $3\times$. U. G. A., Bud., 5074C.

may be due to individual variations, for in the beaver thigh-bone both forms may occur.

In femur 4743A of *D. thermalis* the third trochanter surpasses the rather narrow ectepicondylus distinctly in the outward direction; in femur 4743B, on the contrary, this epicondylus projects strongly outward, nearly as far as does the here rather short third trochanter.

The details respecting course and sharpness of crests, given by KORMOS as differences between the bones of *D. thermalis* and *D. moschata*, are due to individual variation in the latter, as I could not find them in the recent bone I had at hand. Indeed the crests are less pronounced in the recent bone, and fade out sooner. On the whole the differences with the recent femur are the same as those existing between the latter and the Moravian femora mentioned above.

The Tegelen femur No. 1 (Pl. XI, fig. 13a and b), which lacks the distal end, resembles *D. thermalis* down to the smallest detail, although the size is considerably less. The strong outward direction of the caput, the flatness and broad base of the triangle formed by the three trochanters are the same, as is also the relative flatness of the shaft. Femur No. 2 (13c), which consists of the distal half only, has a remarkably narrow outer condyle, and thus the inter-condylar notch is much broader than in *D. thermalis*. The ectepicondylar portion, although slightly damaged, appears to have been less developed than it is in the latter, thus giving evidence of a less strong extensor muscle of the toes. So the femur from Tegelen having much in common with that of *D. thermalis*, the size, and also some particulars of the distal end, forbid identification with the latter.

In *D. nehringi* the outer epicondyle is prominent, the shaft is less flattened, and the proximal portion less broad, owing to the shortness of the neck and of the third trochanter.

The femur of *D. kormosi* bears great resemblance to that of *D. nehringi*, more so than the latter does to those of the larger Water-moles. The bone is smaller, but not quite as slender. Some measurements approach very nearly those in recent *Galemys*, but the fossil bone is longer, while caput and trochanters, and especially the distal epiphyse, are considerably more strongly developed. The major trochanter stands almost above the middle of the shaft; in *D. nehringi* somewhat more outward. The caput has a rather long neck and thus stretches beyond the minor

Femur	D. mosch.	D. m. hung.		D. m. morav.			Desm. thermalis		
	Leiden	Geol. A., B.		Landesmus. Brno			Geol. Anst., B.		
	cat. a	5381	5382 b	1	3	5	4743 A	4743 B	4743 C
1. Length (maj. troch. to endocond.)	24.9	27.0		20.5	21.7	21.5	21.3	—	
2. Width over troch. tert. and minor	12.0	12.5		9.0	9.8	9.8	9.9	8.8	
3. Max. diameter of caput	4.7	4.5	4.8	3.5	—	—	3.4	3.5	3.7
4. Min. width of shaft	4.9	4.6	4.9	3.4	3.5	3.6	3.4	3.2	
5. Min. thickness of shaft	2.3	2.8	2.8	2.0	1.9	2.1	2.1	2.1	
6. Width of distal epiphys	11.4	12.4	—	8.7	8.7	±9.1	±8.0	—	
7. Width of condyli	8.7	9.0	—	7.0	7.0	7.4	6.6	—	
8. Depth of ectocondylus	6.5	6.7	—	5.1	5.1	5.2	4.9	—	
9. Max. width of trochlea	6.3	7.3	—	4.9	5.0	5.3	4.5	—	
10. 2 : 1 (relat. broadness)	0.48	0.46	—	0.44	0.45	0.46	0.43	—	
11. 4 : 5 (relat. flatness)	2.13	1.64	1.75	1.70	1.84	1.71	1.62	1.52	
6 : 4 (relat. width of dist. epiph.)	2.33	2.70	—	2.56	2.49	2.53	±2.35	—	
7 : 4 (relat. width of condyli)	1.78	1.96	—	2.06	2.00	2.06	1.94	—	
7 : 8 (relat. depth of ectocond.)	1.34	1.34	—	1.37	1.37	1.42	1.35	—	
10 x 11 (degree of flattening)	10.1	7.5	—	7.5	8.1	7.7	6.9	—	

Tibia-fibula	D.m.	D.m. hung.		D.m. ma.	Desm. mosch. moravica						D. therma	
	Leiden	G.A.B.	Alt.M.	Br. M.	Mähr. Landesmuseum, Brno						Geol. Anst. B.	
	cat. a	5383	Kiel	M6150	1	2	3	4	5	6	4743 A	B
1. length (from intercond. eminence)	44.8	—	47.3	—	—	—	—	—	—	—	38.5	—
2. length of coëssif. portion to base	22.3	—	26.5	—	—	—	—	—	—	—	19.7	—
3. width of prox. articular surfaces	8.1	—	8.9	7.3	—	—	—	—	—	6.3	±6.4	—
4. ant.-post. diam. beneath falcif. process	8.7	—	9.5	7.2	—	—	—	—	—	6.3	6.6	—
5. width of tibia-fibula, distal	8.2	8.5	8.5	—	6.5	6.6	6.6	6.3	6.5	—	6.8	6.5
6. ant.-post. diam., distal	4.3	4.2	4.8	—	3.5	3.7	3.7	3.5	3.7	—	3.2	3.1
7. minimal width of shaft	2.4	2.1	2.4	—	2.0	2.1	2.1	—	1.8	—	2.0	2.0
8. minimal ant.-post. diam. of shaft	2.7	2.6	3.1	—	2.5	2.4	2.4	2.4	2.1	—	2.0	2.1
1 : 2 relative length of coëssified portion	2.01	—	1.78	—	—	—	—	—	—	—	1.95	—
5 : 6 proportions at distal end	1.91	2.02	1.77	—	1.86	1.78	1.78	1.86	1.76	—	2.13	2.10
8 : 7 proportions at shaft	1.13	1.24	1.29	—	1.25	1.13	1.13	—	1.17	—	1.00	1.06
3 : 7 rel. width of prox. end	3.37	—	3.71	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5 : 7 rel. width of distal end	3.42	4.05	3.54	—	3.25	3.14	3.14	—	3.61	—	3.40	3.25

therm.	Desmana nehringi							Desm. kormosi			G. pyr.
	Geol. A., B.		coll. Kormos		N.M., B.	Basle M.		Nat. Mus., B.		c. K.	Leiden
relensis	3680	4739	1	2	4039	U.P. 79		4045 A	4045 B	1	cat. a
	18.4	—	18.2	—	18.2	—		15.3	14.4	—	13.1
	6.8	6.4	6.5	—	6.6	6.9		5.5	5.25	—	5.0
	3.0	—	2.8	—	2.8	2.9		2.3	2.2	—	2.0
2.5	2.4	2.5	2.2	2.5	2.2	2.5		2.0	2.0	2.1	2.0
1.7	1.8	1.9	2.0	2.0	1.9	1.9		1.6	1.4	1.5	1.4
7+	6.5	—	6.2	—	—	—		5.3	5.3	±5.4	4.8
5.8	5.5	—	—	5.6	5.6	—		4.3	4.0	4.4	4.4
4.0	3.7	—	3.7	3.8	3.7	—		2.9	2.9	3.3	2.8
3.8	3.6	—	—	3.6	3.9	—		3.3	3.0	3.3	3.3
—	0.37	—	0.36	—	0.36	—		0.36	0.36	—	0.38
1.47	1.33	1.32	1.10	1.25	1.16	1.32		1.25	1.43	1.40	1.43
2.8+	2.71	—	2.82	—	—	—		2.65	2.65	2.57	2.40
2.32	2.29	—	—	2.24	2.55	—		2.15	2.00	2.09	2.20
1.45	1.49	—	—	1.47	1.51	—		1.48	1.38	1.33	1.56
—	4.8	—	3.9	—	4.3	—		4.5	5.0	—	5.4

Desmana nehringi							D. kormosi		M.hung.	M. ant.	G.pyr.	Talp. indet.	
A. Bud.		Nat. M. Bud.		coll. Kormos, Bud.			c. Kormos		G.A., B.	M.H.N.	Leiden	Geol. Anst. B.	
3680	4038	4039	1	2	3	Heid.	1	2	50703	Paris	cat. a	5074C	5074D
—	30.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25.5	—	—
—	16.2+	16.8	17.8	—	—	—	13.7	—	—	—	14.9	—	—
—	5.0+	5.4	—	—	—	5.0	—	—	—	—	4.5	—	—
—	5.0	5.1	—	—	—	5.3	—	—	—	—	3.8	—	—
5.1	5.2	5.3	5.5	5.1	5.6	—	4.6	4.2	3.7	5.0	4.3	5.0	—
2.4	2.7	2.8	2.7	2.6	2.7	—	2.2	2.0	1.9	2.4	2.4	2.6	2.5
1.7	1.6	1.8	1.8	1.7	—	—	1.7	1.4	1.2	2.1	1.3	1.7	1.8
1.8	1.8	1.8	1.8	1.8	—	—	1.7	1.4	1.2	1.8	1.6	1.8	1.9
—	±1.90	1.86	—	—	—	—	—	—	—	—	1.71	—	—
2.13	1.93	1.89	2.04	1.96	2.07	—	2.09	2.10	1.95	2.08	1.79	1.92	—
1.06	1.12	1.00	1.00	1.06	—	—	1.00	1.00	1.00	—	1.23	1.06	1.06
—	3.12	2.83	—	—	—	—	—	—	—	—	3.46	—	—
3.00	3.25	2.94	3.05	3.00	—	—	2.71	3.00	3.08	2.38	3.31	2.95	—

trochanter. The condyles are narrow and close together, and directed more outward than in any of the other forms.

Fossil specimens of Tibia-fibula examined¹⁾:

Pl. XI, figs. 16-20; text figs. 78-84.

Desmana moschata hungarica.

Ob/5383 Left tibia-fibula, distal half. Remetehegy. Fig. 84.

Desmana moschata aff. hungarica.

Mus. vorgesch. Altertümer, Kiel:

34 Left tibia-fibula, almost undamaged. Meiendorf. (KRAUSE, 1937, fig. 17).

Desmana moschata moravica.

1 Right tibia-fibula, distal half. Pl. XI, fig. 11; text fig. 81.

2 Right tibia-fibula, distal half.

3 Right tibia-fibula, distal half.

4 Right tibia-fibula, distal half.

5 Left tibia-fibula, distal half.

6 Left tibia, proximal half, falciform process broken off.

Desmana moschata magna.

M 6150 Left tibia, proximal extremity, falciform process broken off. Pl. XI, fig. 17; text fig. 78.

Desmana thermalis.

Ung. Geol. Anst. Bud.:

Ob/4743A Left tibia-fibula, lacking free fibular portion. Pl. XI, fig. 16.

Ob/4743B Left tibia-fibula, distal half, slightly damaged at outer malleolus.

Ob/4743C Right tibia-fibula, distal end.

Desmana nehringi.

Ung. Geol. Anst. Bud.:

Ob/4739 Left tibia-fibula, distal half. Villány-Kalkberg.

Ob/3680 Left tibia-fibula, distal half. Villány-Kalkberg.

Zool. Sect. Ung. Nationalmus., Bud.:

4038 Right tibia-fibula, lacking free fibular portion and part of falciform process. Beremend. Pl. XI, fig. 19.

4039 Left tibia-fibula, lacking free fibular portion and falciform process. Villány-Kalkberg.

¹⁾ See Addendum, p. 329.

Coll. KORMOS, Bud.:

- 1 Left tibia-fibula, distal half. Villány-Kalkberg.
- 2 Left tibia-fibula, distal portion. Villány-Kalkberg.
- 3 Left tibia-fibula, distal end. Villány-Kalkberg.

Coll. HELLER, Heidelberg:

Right tibia, proximal half, slightly damaged. Gundersheim.

Desmana kormosi.

Coll. KORMOS, Bud.:

- 1 Left tibia-fibula, lacking head of tibia and free fibular portion. Csarnóta. Pl. XI, fig. 20.
- 2 Right tibia-fibula, distal portion. Csarnóta. Fig. 83.

Mygalinia hungarica.

Ob/5070I Left tibia-fibula, distal half, slightly damaged.

Mygalea antiqua.

Left tibia-fibula, distal half. Fig. 82.

An almost complete tibia-fibula, but slightly damaged at the outer malleolus, has been preserved of *Desmana moschata* aff. *hungarica*, and a fairly complete one of *D. thermalis* and of *D. nehringi* (Pl. XI, figs. 16, 19). They demonstrate that also this bone has undergone little change since Upper-Pliocene times.

The almost perfect, large tibia-fibula of *D. m.* aff. *hungarica* from Meiendorf, has exceptionally strong epiphyses, and strong high crests at the free portion of both bones. The form approaches that of *D. moravica* slightly more closely than that of the recent Desman as regards the relatively great ant.-posterior diameter of the shaft and of the distal epiphyse. The fragment of tibia-fibula of *D. m. hungarica* from Remetehegy differs from the German bone by the narrowness of the shaft and the lesser ant.-posterior diameter of the distal end (fig. 84). The bone from Meiendorf shows a relatively broader articular surface for the astragalus and that for the calcaneus more expanded backwards than in the other Water-moles, including the specimen from Remetehegy. This fact betrays an extraordinarily firm ankle-joint for the intensive swimming action of the very large foot.

It is remarkable that the portion of the coössification is relatively shortest in the recent Desman (Table VI). In the only specimen present of *D. thermalis* it is slightly longer, but somewhat shorter than in the geologically older *D. nehringi*. It is long in

D. m. aff. hungarica where its relative size approaches that of recent *Galemys*. The shaft of that portion is round in all three Hungarian species, the width equal to the ant-post. diameter. In *D. m. moravica* and in the Late Pleistocene form the latter measurement is distinctly greater, also in the distal extremity. By this feature the shin-bones of *D. m. moravica* and *D. thermalis*, although of equal size, can be readily distinguished from each other, the former being more thickened at their distal half.

A free portion of the fibula is present only of the Meiendorf bone, but that of the tibia is known of most fossil Water-moles, although none of them undamaged, the particular falciform process at the top being always broken off for the greater part, the bone of Meiendorf excepted. As might be expected, the cnemial crest is nowhere so prominent proportionally as in both the largest forms: *Desmana moschata* of Russia and *D. m. aff. hungarica*. Its vertical extent is relatively the same in all, in contrast with recent *Galemys*, where it is conspicuously short. In Late Pleistocene and in recent *Desmana*, another crest, elevated and sharp, runs along the posterior side, beginning beneath the inner condyle. In *D. m. magna* this crest is less high again, and much less so in the bones of *D. moravica* and *D. thermalis* present. In *D. nehringi* it is absent, just as in recent *Galemys*.

Judging from the only tibia fragment of *D. m. magna* at hand, the hind-leg was a strong one in the Forest-Bed form. Unfortunately, remains of the femur are lacking, but the strength of both extremities of mt. IV also gives evidence of a hind-foot somewhat more robust than that of *D. thermalis*, thus agreeing more with *D. m. moravica*.

In *D. nehringi* the articular surface for the fibula at the base of of the outer condyle is narrower and higher, and the whole head of the tibia less expanded than in the later forms of *Desmana* (figs. 79, 80).

Except in *M. antiqua* the fibula takes as large a part in the distal extremity as the tibia does, the outer malleolus being strongly developed. Both grooves for the tendons of the mighty extensors of the toes are wide and deep, among fossil forms strongest in *D. moravica*, where the ridge between the grooves is slightly higher than in *D. thermalis*, and somewhat turned outward at the extremity. In *D. nehringi*, in *D. kormosi* (fig. 83) and in *Myg. hungarica*, the form of the distal epiphysse is similar, but it is less expanded in proportion to the shaft

(with the exception of the single specimen of *D. nehringi* of Beremend).

The distal half of the tibia-fibula referred to *Mygalea antiqua* (fig. 82) is that of a strong bone. The shaft is robust and distinctly flattened. The fusion of the coössified portion of tibia and fibula is complete, only one wide canal is to be seen where the bone is broken off. The absence of a strong longitudinal ridge at the posterior side above the epiphyse, and the occurrence of a very deep and broad fossa at the anterior side at the line of coössification, is evidence of a lesser strength of the ankle-joint. The distal extremity is distinguished by the abrupt end of the inner malleolus which, in other Water-moles, projects downward. The tendinal groove running along it is deep, whereas in the others it is very faint or quite absent. On the contrary, the tendinal sulci at the outer malleolus are not yet so deep, and the bounding ridges less high. The fibular portion of the ankle-joint is smaller in proportion to that of the tibia than it is in the later species.

As in all Water-moles only the articular surface for the inner condyle of the astragalus is cup-shaped, as it has a prominent border, especially at the front and the hind side. The intercondylar ridge is very faint, and the facet for the outer astraglear condyle is almost flat and ascending towards the fibula. The vertical articular surface at the fibula stands almost sagittally in *Myg. antiqua*; in the later forms it has turned backward and outward, and the form has become a horse-shoe through the backward and upward expansion of its distal end.

Hind-foot. Pl. XI, figs. 21-25; textfigs. 85-87.

Besides a right calcaneus from the Forest-Bed (NEWTON, 1882, Pl. XVI, fig. 9) nothing has been saved of fossil tarsal bones but a right astragalus and a left navicular, both of *Mygalea antiqua*. The astragalus (fig. 85) is almost as large as that of *Galemys*, but more robust again, which is especially apparent from the breadth of the neck, the caput, and the trochlea in relation to the length of the bone. Seen on the inner side a spur-like projection runs downward from the condyle. It is blunt and rather short in the fossil. In *Galemys* it is curved forward, and thus sickle-shaped; in *Desmana* it is straight, as in the fossil, but much larger. In the fossil the caput lies more in front of the trochlea than in the recent bones, where the neck is directed more inward.

The measurements of the astragalus are:

	<i>Myg. ant.</i>	<i>Gal. pyr.</i>	<i>D. mosch.</i>
1. Length	4.4	4.7	7.8
2. Width of caput	2.0	1.85	3.2
3. Width of neck	1.6	1.0	2.5
4. Width of trochlea	1.8	1.8	3.0
5. Height, prox.-int. (+ "spur")	2.5	2.9	5.2
6. Height, prox.-int. (- "spur")	1.4	1.5	2.1
1 : 2	2.20	2.54	2.44
1 : 4	2.44	2.61	2.60
5 : 6	1.79	1.93	2.48

In accordance with the broad caput of the astragalus the navicular (fig. 86) shows a great width of the proximal facet (*a*). The length of the fossil bone at the upper surface of the foot is nearly the same as in *Gal. pyrenaicus*, but it is much broader. At the underside the keel (*k*) is longer and the tendinal canal between the latter and the inner longitudinal ridge with the long articular facet for the cuneiform I is deeper and more sharply defined. In these respects it more approaches *D. moschata*.

The measurements of the navicular are:

	<i>Myg. ant.</i>	<i>Gal. pyr.</i>	<i>D. mosch.</i>
1. Length, inf.	4.4	3.8	6.0
2. Length, sup. (min.)	2.4	2.5	3.0
3. Length of keel	3.35	2.9	4.5
4. Width	1.9	1.25	2.6
5. Height	2.6	2.8	5.0
2 : 4	1.26	2.0	1.15
3 : 2	1.39	1.16	1.50

Besides one phalanx (from the Forest-Bed) some metatarsalia have been preserved. These are the right metatarsals I and IV of *D. m. magna* (M 15149A and B), two specimens of right mt. V of *D. thermalis* (Coll. Ung. Geol. Anstalt, Bud., Ob/4743A and B), and a right mt. IV of *D. nehringi* from Villány-Kalkberg (Coll. Zool. Abt. Ung. Nat. Mus., Bud., 4039).

As far as can be judged from the scanty material, mt. IV and mt. V of the fossil forms are more, but mt. I less, slender than in recent *Desmana*. In these respects the fossil bones are still surpassed by recent *Galemys*, with its extremely long outer metatarsals, but rather short and stout first metatarsal (cf. Table). For the rest the middle-foot bones from the Forest-Bed (Pl. XI, figs. 21, 22) closely resemble those of the recent Desman, as do also the metatarsals of *D. thermalis*. Mt. IV of *D. nehringi* (Pl. XI, fig. 23) is less strongly flattened from side to side than is this bone in the later forms.

In Water-moles met. IV articulates with the cuboid as well as with the ectocuneiform (tarsal III), both facets gradually merging into each other. The third metatarsal is pushed farther and farther from its base by the increase of the fourth. In *D. nehringi* the proximal end of the met. IV is much narrower than in *D. m. magna*, because in the older form the portion which articulates with the ectocuneiform is not yet much expanded. The high degree of specialization of the foot in recent *Galemys* is again demonstrated by the great width of the proximal end of the fourth metatarsal bone.

Metatarsal V is known fossil in *D. thermalis* (Pl. XI, fig. 24; textfig. 87) only and that by two specimens, one of which is quite complete. Just as we saw in the fourth metatarsal of the English form, the fossil bone is somewhat more flattened and slenderer than in the recent Desman.

Metatarsal I	<i>D. mosch.</i>	<i>D. m. magna</i>	<i>Gal. pyr. juv.</i>	
1. Length (prox. lat. to dist. med.)	11.6	10.1	5.7	
2. Min. width of shaft	1.9	1.8	1.1	
3. Ant.-post. diam., max.	3.0	2.5	1.5	
4. Width of distal end	2.3	2.1	1.3	
1 : 2	6.15	5.61	5.18	
Metatarsal IV	<i>D. mosch.</i>	<i>D. m. magna</i>	<i>D. nehringi</i>	<i>Gal. pyr. juv.</i>
1. Length	21.1	19.1	14.0	12.6
2. Width of prox. epiphyse	3.0	2.6	2.0	2.0
3. Min. diam. at middle of shaft	2.0	1.5	1.2	1.0
4. Max. diam. there	3.1	2.4	1.5	1.5
5. Width of distal end	2.3	2.1	1.7	1.5
1 : 2	7.03	7.35	7.00	6.30
4 : 3 (relat. flatness)	1.55	1.60	1.25	1.50
1 : (4×3) (relat. slenderness)	3.40	5.31	7.77	8.66
Metatarsal V	<i>D. mosch.</i>	<i>Desm. thermalis</i>		<i>Gal. pyr.</i>
		4743 A	4743 B	<i>juv.</i>
1. Length	20.5	17.2	17.0	11.2
2. Width of prox. epiphyse	2.3	1.7	—	—
3. Min. diam. at middle of shaft	1.8	1.5	1.3	0.7
4. Max. diam. there	3.3	2.8	2.5	1.3
5. Width of distal articulation	2.65	2.0	2.0	1.4
1 : 2	8.91	10.12	—	—
4 : 3 (relat. flatness)	1.83	1.87	1.92	1.86
1 : (4×3) (relat. slenderness)	3.45	4.10	—	12.31
1 : 5	7.73	8.6	—	8.00

The summit in this respect has been reached again by recent *Galemys* (Table p. 285).

Judging from the single metatarsal known *D. nehringi* is least specialized among Water-moles in the proportions of the hind-foot, older forms being insufficiently known. *Desm. thermalis* shows the same proportions as recent *Desmana*. The Forest-Bed Desman seems to have had a relatively somewhat longer foot. *Galemys pyrenaicus* has reached the limit in foot-length; moreover, met. IV is extraordinarily robust here, in the same degree as in *Trogontherium*. Also the tarsus of *Galemys* is relatively longer than in *Desmana*, as are also the digits.¹⁾

On the whole the fossil metatarsals resemble those of the recent Desman so much as to warrant the assumption that as early as in Upper-Pleistocene times "the action of the fourth and the fifth toe was one of adduction as well as extension, tending to spread out the digits and so apply the whole of their webbed surface to the water when the animal was swimming". (DOBSON).

The only fossil phalanx known is a IV¹ dext. (Pl. XI, fig. 25) of *D. m. magna* (M 6152). It exhibits the same feature as mt. I, viz. it is somewhat less slender than this bone in recent *Desmana*, and again it is surpassed in this respect by recent *Galemys*.

	Phalanx IV ¹	<i>D. mosch.</i>	<i>D. m. magna</i>	<i>Gal. pyr.</i>
1. Length		11.7	9.4	6.4
2. Min. width of shaft		1.5	1.3	0.9
3. Max. ant.-post. diam.		2.7	2.2	1.4
4. Width of prox. end		2.9	2.4	1.7
1 : 2 relative slenderness		7.80	7.23	7.11

Some limb-bones, viz. femur, tibia and fourth or fifth metatarsal are sufficiently represented in some fossil species to allow of drawing a conclusion as to the evolution which the hind-limbs of the Water-moles have passed through from the Upper-Pliocene times up to the present.

In recent *Desmana* the outer metatarsalia are very long, but

¹⁾ DOBSON's assertion that "the skeleton of *Myogale pyrenaica* may be said to represent that of *M. moschata* in miniature, some differences in the skull and the length of the caudal vertebrae excepted", is not in accordance with the facts. The mutual ratios of the limb-bones, as well as the proportions of each limb-bone separately, are distinctly different in the two species; moreover, the form of the caudals is another, and also the proportions of sacrum and pelvis.

not yet so long relatively as in recent *Galemys*, where the length of the fourth is nearly equal to that of the femur. That *D. nehringi* also in this respect is less specialized than the geologically younger forms is proved by a metatarsal IV, which is only three-quarter as long as the femur.

The femur and the length of the tibia being unknown of the English form, the Forest-Bed metatarsal IV has been compared in the Table with the length of the femur in *D. m. moravica* which, by the measurements of the lower jaws and the humerus, has proved to be of the same size. Judging from this the English met. IV ranges in relative size between both living Water-moles.

When we compare the length of the tibia and the outer metatarsals with that of the femur we obtain the following ratio:

	femur	tibia	met.		foot
			IV	V	
	abs. l.	rel. l.	rel. l.	rel. l.	rel. l.
<i>Desmana nehringi</i> . . .	18.2-18.4	100	± 170	76	—
<i>Desmana thermalis</i> . . .	21.3	100	181	—	81
<i>D. m. mor.</i> and <i>D. m. magna</i> .	20.5-21.7	100	—	89?	—
<i>Desmana moschata</i> . . .	24.9	100	180	84	82
<i>Galemys pyrenaicus</i> (juv.) . .	13.1	100	195	96	85
					237
					267

TAXONOMY

In the present paper the name of Water-mole has been used for that small group of the Desmaninae, which was formerly referred to the genus *Myogale* or *Mygale* (p. 206 foot-note). It later appeared that the large recent Water-mole has to be named *Desmana moschata* Pallas and the small one *Galemys pyrenaicus* Geoffroy. As regards the characters and the synonymy of both these species I refer to DOBSON (1883), TRUTAT (1891), PALMER (1904), MILLER (1912) and PUISSÉGUR (1935).

MILLER gives the following differences in characters of dentition and skull to distinguish the two recent genera from each other, apart from the size:

A. *Desmana*.

1. unicuspid teeth (c-p³) low and thick, their width about equal to height of unworn crown,
2. main cusp of large (upper) premolar rounded anteriorly,
3. ridges on brain-case unusually developed.

B. *Galemys*.

1. unicuspid teeth slender, their width conspicuously less than height of crown,
2. main cusp of large (upper) premolar trenchant anteriorly,
3. brain-case without unusual ridges.

No fossil brain-case fragments ever having been preserved, there would be left only two tooth characters to direct us when fossil remains of Water-moles have to be identified. And when the teeth in question are not present in the material there would be the size only, which, of course, cannot carry any weight as regards generic identity. I therefore sought for some more features which follow here:

Desmana.

Rostrum broadened at large incisors.

For. incisivi ending as far back as i^2 .

Bridge over infra-orb. canal thin and inclined.

I^2 somewhat larger than i^3 .

Premolar region relatively larger than molar region.

Upper canine largest of unicuspid teeth.

Strong cingulum along ant. side of m^2 and m^3 and along post. side of m^1 and m^2 .

Hypocone more developed than protoconule.

Para- and metastyle of m^2 not projecting further outward than mesostyles.

Strong muscular crests on angular process.

I_3 much smaller than very strong straight i_2 .

Strong heel at p_4 , roots straddling.

Narrow valleys and ant.-poster-

Galemys.

Rostrum not broadened at large incisors.

For. incisivi ending as far back as i^3 .

Bridge over infra-orb. canal broad and almost vertical.

I^2 somewhat smaller than i^3 .

Premolar region relatively smaller.

P^2 largest (not highest) of unicuspids.

Cingulum at the middle portion of those sides hardly observable.

Hypocone not stronger than protoconule.

Para- and meta-style of m^2 projecting further outward than mesostyles.

No distinct crests on angular process.

I_3 somewhat smaller than outward-curved i_2 .

Rudimental heel at p_4 , roots coalesced.

Wide and deep valleys and ant.

iorly elongated cusps at lower molars.	post. compressed cusps at lower molars.
Strong cingulum along ant. side and at protoconid.	No cingulum there.
Crest from hypoconid ending at reentering angle in proto-metaconid shear.	This crest running to the top of the (unworn) metaconid.
Limb-bones with broad epiphyses.	Limb-bones much slenderer.
Coössification of tibia-fibula $\frac{1}{2}$ of total length.	Coössified portion longer.
Metatarsal IV about $\frac{4}{5}$ of femur length.	Metat. IV almost as long as femur.
Hind-feet elongated.	Hind-feet very long.

Now that a generic difference between the recent Water-moles is generally accepted, first task is to make out which of the fossil species hitherto recorded have to be referred to one of these genera. As regards MILLER's first criterion, viz. the relative height of the unicuspid, it is the p_2 among them which has been saved of most species (only in *Gal. semseyi*, *Mygalinia hungarica* and *Mygalea antiqua* it is unknown). Therefore, in Table III the ratio between the height and the width (3 : 2) of this tooth has been given. Taking into consideration the degree of wear in the fossil teeth the numbers fall within the extent of variation of *Desmana*, with the exception of *Desmana kormosi*. However, the number 1.42 approaches *Desmana* (1.00–1.25) rather than *Galemys* (1.79). Moreover, of *Desmana kormosi*, and also of *M. antiqua* the typical p^4 has been preserved, which in both shows distinctly a rounded anterior side. So that the conclusion must be that there can be no doubt but the generic name of all fossil forms of which p^4 or p_2 is hitherto known cannot be *Galemys*. In addition it may be mentioned that all lower molars known show narrow valleys and ant.-post. elongated cusps, and with the exception of *Gal. semseyi*, an extent of the cingulum in the same degree or even more than in recent *Desmana*, and a strong heel at p_4 . The reason why separate generic names have been established in the present paper for the Miocene and for the smaller Pontian Water-mole is stated in the remarks after the diagnosis of the respective species. Also the generic name of *Gal. semseyi* is discussed there (p. 312).

PHYLOGENY

As regards the systematic place of the Water-moles there can be no doubt that they belong to the primitive Talpidae, which link this family to the Soricidae. It is regrettable that there is no comparative study of the dentitions of the recent Talpidae, which is a real handicap for palaeontologists, the more so as there are but very few Musea that possess a complete collection of recent American and Eurasiatic Talpide skulls. So the records of all fossil Talpidae have great need of a revision based upon the comparison of their recent relations. It is to be hoped that this examination will not be too long deferred.

According to SCHLOSSER the distance between the recent Water-moles and the other Talpidae is so great that the point of contact between them must be thought rather more in Cretaceous than in Eocene times. However that may be, regarding the origin of the Water-moles we are still groping in the dark. Undoubtedly it is a primitive and conservative group. *Proscalops* from the American Upper-Oligocene (MATTHEW 1901, SCOTT and JEPSEN 1936) is repeatedly mentioned in relation to them. The only remains preserved of this Talpid are the occipital and the temporal portion of a skull with the upper and lower jaws. The jaws are broken off through the premolar region, in such a way that the rostrum, and the number and form of the teeth before p^2 and p_3 , are unknown, and thus also the dental formula.¹⁾ That the dental characters of the "Mygalinae" are clearly represented in *Proscalops* (GREGORY 1910, p. 264; WEBER 1927, p. 128) must thus be considered as not justified. The more so as the homologies of the cusps in *Proscalops* are not clear. (GREGORY, p. 238).

Quite rightly SCHLAIKJER (1935) wrote that *Proscalops*, though primitive in some respects, is highly specialized. In favour of this standpoint is, in my opinion, the great reduction of the last molar, the strong crescentic deuterocone and rudimentary tritocone at p^4 , and also the great difference in size between the large last premolar and the minute other ones. In Water-moles the last molar is less reduced, the deuterocone at p^4 is conical

¹⁾ ZITTEL's mention (1923) that the incisor is enlarged in *Proscalops* must have been based upon the speculative restoration drawn with dotted lines in MATTHEW's figures.

and the tritocone distinct; the sizes of the premolars do not differ so much here.

That *Mygatalpa arvernensis* Pomel from the French Upper-Oligocene might stand in ancestral relation to the true Water-moles is, though improbable, less absurd, as far as can be judged from the remains present (p. 320; figs. 88-95).

Of the dentition only the molars and the last premolar of upper and of lower jaw are known. Like the humerus, they combine some characters of the Moles and of the Water-moles. The teeth are sharper and higher than in the latter. The inner cusps and the styles of the upper molars are less developed. The division of the mesostyle at the upper molars is much weaker than in the Water-moles, being not more than a notch. The tritocone on p^4 is relatively larger and more independent of the main cusp, the deutercone a smaller and sharper cusp. On the lower molars the anterior horn of the hypoconid, though running in the direction of the metaconid, ends at the base of it. The curvation of the rather slender horizontal mandibular ramus much resembles that in *Talpa*.

I can quite agree with VIRET that the humerus may be considered as most probably belonging to the jaw and the teeth. This bone agrees more with that of the Moles than with that of the Water-moles, as there is no indication of the typical characters already distinctly fixed in the Miocene *Mygalea antiqua*. The flattened form of the Oligocene bone can hardly be ancestral to the more slender, differently specialized, humerus of the Water-moles (cfr. figs. 70-72 and 95).

As regards the phylogeny within the group of the true Water-moles, the lack of Early-Pliocene remains makes it difficult to draw a conclusion. When we leave out of consideration recent *Galemys*, which seems to stand rather apart, we see on the whole an increase in size which culminates in the large Water-mole of the Magdalenian.

Another trend of specialization is the differentiation of the premolars. Together with the increase of the second premolar there is a reduction of the third. Also this phenomenon is not peculiar to Water-moles only. The roots of these two teeth are due to a similar progressive, or regressive, development respectively. Now it is remarkable that the increase in the number of the roots of p^2 , being two in *Mygalea antiqua* and three in the Pontian and in the Lower-Cromerian species where this

tooth is known, does not continue, but changes into a decrease from those times onwards, by fusion of both posterior roots. Thus in *D. m. mosbachensis* and in both recent Water-moles, there are two.

P³ exhibits three roots in *Mygalea antiqua* and in the Lower-Cromerian species in which it is known. In all the later forms it is two-rooted.

A third trend appears to be the strengthening of the stylar portion and of the inner cusps on the upper molars.

Already in *Mygalea antiqua* the sextituberculy is distinct by the presence of a small hypocone and a still smaller proto-and metaconule. The division of the mesostyle has set in. In the later species it is complete, and the cingulum at the parastyle forms a thick second cusplet there. Thus the unworn molar from Wassenaar exhibits as much as 11 cusps, a number also reached in *D. kormosi* from synchronic Lower-Cromerian deposits. In both recent Water-moles the two parastylar cusps appear to have fused and the metaconule is observable only on little worn teeth, as it is almost absorbed by the crescentic protocone.¹⁾

In correlation with the cusp addition and strengthening, there exists an enlargement of the molar region of the jaw as compared with the premolar region. Also this process has been observed again and again in Insectivora, and gives evidence of the change from an insectivorous to a somewhat more omnivorous diet.

In the lower jaw the decrease of the antemolar region is due to the reduction of p₂, p₁ and i₃. In *M. antiqua* p₃ does not yet show any trace of reduction, being slightly larger than p₂ and furnished with two unoppressed roots.

In all the later species p₃ is set obliquely, or the roots are oppressed from the front backwards. In the large Upper-Pleistocene form there is only one alveole of p₃. I₂ is not yet very much larger than i₃ in the Miocene species. When we compare the second incisors preserved, the gradual increase of i₂ in strength and in length is evident, just as is the reduction of the cusplet at

¹⁾ This will be the reason that OSBORN (1907, fig. 69F) did not figure this weak cusplet, but it is incomprehensible that the strong protoconule was neither drawn.

the base. In correlation with the increase of i_2 the symphysial region of the ramus extends more and more backward.

In *Mygalea antiqua* the canine is still a trifle smaller than the first premolar. In *D. pontica* and in *D. nehringi* it is somewhat larger. Due to the increase of the canine in the recent Water-moles this difference is great.

As has been stated with regard to the upper molars, also on p_4 the number of the cusps is greater in the Plio- and Pleistocene species than in *Myg. antiqua*, but also greater than in the recent forms. Cingulum and trigonid are nowhere so well developed on p_4 as in the Pontian *Mygalinia hungarica*.

The augmentation in cusps and roots from *Myg. antiqua* up to Plio- and Pleistocene species, followed by a subsequent decrease in number, does not imply that we are dealing with more than one phylum. MATTHEW and STIRTON (1930) e.g. observed an analogous case in the evolution of the upper carnassial in Hyaenoid Canidae, and drew attention to the fact that the progressive evolution is not in all respects a continuous trend in one direction. Cusps and roots may be "progressively evolved and then progressively disappear", e.g. the former by absorption in to a neighbour cusp, a crescent or a blade, and the latter by fusion with neighbour roots.

However, it is a matter for consideration that also the extent of the cingulum is not so great in *M. antiqua* as in both Pontian forms. In *Gal. semseyi* and in recent *Galemys* it is most reduced. In the Forest-Bed species it is more reduced than in recent *Desmana*, but in the Magdalenian and in the Mosbach Desman it is somewhat stronger.

When we put the question which of the fossil Water-moles is closest related or perhaps may be ancestral to the recent Russian form, it is the Moravian Desman which has some chance to be so. In *D. m. magna* cingulum and parastyle are too much reduced. Also *D. m. hungarica* seems to be more advanced, viz. by the greater reduction of the premolars and of the last molar. Moreover, the coössified portion of tibia- and fibula is longer, and the size of the animal was greater. Both these subspecies seem to have dissappeared without giving rise to more progressive offshoots.

Whether *D. m. mosbachensis* may be a link between *D. moravica* and recent *Desmana* or perhaps between the former and *D. m. hungarica* cannot well be made out, as its lower teeth are unknown

just as the upper of both the other subspecies. The size of the Mosbach Desman, somewhat greater than the recent form, and the distinctly stronger cingulum, added to its occurrence in Western Europe speak for a closer relation to the Water-mole of the Magdalenian. There are, however, only two mental foramina in the mandibular ramus known, whereas in all those of *D. m. moravica*, and usually in the recent jaws, there are more. If any value may be attached to this character there exists a possibility of relation to the Forest-Bed Desman. Both inhabiting the Rhine basin they might be offshoots of a common ancestor.

However, it is evident that in the different forms of Pleistocene *Desmana* we have to do with a typical "morphological stage". In the Lower-Cromerian deposits of Gundersheim, Beremend, etc. there were only Water-moles of smaller size and with less specialized limb-bones. During the Pleistocene (beginning with the Weybourn Crag times) *Desmana* is represented by a group of larger forms, each of which as usual combines some primitive and some advanced characters. Therefore it is impossible to draw a phylogenetic line among them. Whether recent *Desmana* is a descendant of one of them, or may have existed already during the Pleistocene, is an open question, as fossil remains of Desmans have not been found further east than the basin of the Danube.

Recent *Galemys* stands rather isolated among Water-moles, since nearly related forms have never been found. Morphologically the Lower-Cromerian species occupy an intermediate place between the two recent species, e.g. as regards the form of the mandible and of the limb-bones. Probably the separation of the ancestry of *Galemys* from the *Desmana* tribe must have taken place in early Tertiary times. They remained more strictly insectivorous and retained a certain agility on land, which is in accordance with the high sharp dentition and the rather slender extremity bones. The hind-feet became still more elongated relatively than in *Desmana*, but the tail did not attain a propulsive capacity as in the latter.

Whether the ancestor of the Pleistocene Desmans may be *D. nehringi*, occurring in Lower-Cromerian times in the Rhine basin as also in Hungary is an open question, for also *D. kormosi* lived at the same time at the same spots. Both are of smaller size than the later Desmans and exhibit less advanced characters,

viz. less reduced premolars, less flattened limb-bones, etc. According to KORMOS (1938), only *D. nehringi* can come into consideration in this respect, as he referred our *D. kormosi* of the Lower-Cromerian to *Galemys semseyi* of Püspökföld, and thought the latter to have ancestral relation to recent *Galemys*. Now it is apparent that the smaller size, and the occurrence of a more or less distinct inner cusp at p_4 , do not justify the reference of both Water-moles of Beremend, etc. to different genera. The cingulum in both is of equal extent and size.

In my opinion *D. kormosi* is less specialized, and therefore more suitable to be considered ancestral to the later forms of *Desmana* than *D. nehringi*, with its conspicuously elongated premolars. Perhaps the latter might be ancestral to *D. thermalis*, the premolars of which are also rather strong as compared with the equally large forms, *D. m. magna* and *D. m. moravica*. Moreover *D. thermalis* exhibits less affinity with the other large Water-moles than these do mutually. The latter affinity has been given expression to in the present paper by terming them subspecies of *Desmana moschata*. Undoubtedly, when dealing with recent forms more differences could be added to those of which we can judge now, and some of the subspecies would be promoted to species, e.g. the Forest-Bed Desman.

Of *D. pontica* the remains are too scarce to give any valuable indication as to its phylogenetic place. The size is that of *D. kormosi*, perhaps a trifle smaller. It is more advanced in the relatively large size of the second upper premolar than all other Water-moles. The small size of *Mygalinia hungarica*, the strong cingulum, and the distinct trigonid on p_4 are primitive characters which may place this species in the ancestry of the Plio-Pleistocene Desmans. However, the strong backward inclination of the ascending ramus in the Pontian species and its perpendicular stand in *D. nehringi* (the ascending ramus of *D. kormosi* is unknown) lead inevitably to the assumption of several missing intermediate forms. There is no reason to deny the possibility that this smallest Water-mole with its very slender humerus may belong to the ancestry of recent *Galemys*.

Comparing the Miocene *Myg. antiqua* with both Pontian Water-moles a great distance must be assumed here too. The former is distinctly more primitive by reason of the regular increase of the premolars from the front backwards and by the weak division of the mesostyles on the upper molars. The larger

size, however, and a cingulum more reduced than in the Pontian Desmans, forbid the assumption that the French Miocene Water-mole might be directly ancestral to one of the Pontian forms of Hungary.

Thus it appears that our knowledge regarding the phylogenetic relations within the group of the Water-moles is but little more than nothing at all. However, the Desmans seem to have been common inhabitants of the Tertiary and Pleistocene rivers in Europe. Thus there is every probability that the scanty fossil material will before long be augmented with valuable specimens, when more attention will be paid to the micromammalia which have so long been neglected by the majority of the collectors.

RANGE AND HABITS

The distribution of the fossil Water-moles reveals that in former times their range was far more expanded than nowadays. And if the fossil Micromammalia had enjoyed as much interest as the large mammals, they would undoubtedly have been met with in many more localities. It is only in the Danube-basin of Hungary and in Transsylvania that, thanks to the zealous investigations of Dr KORMOS, many remains of several species of Water-moles have been preserved from Pontian times up to the end of the Pleistocene. In Germany they have been recorded from three different horizons in the basins of the Rhine and the Elbe, from the Lowest to the Uppermost-Pleistocene, but the material is scanty. The last holds good also for the Netherlands, where remains have been met with in two different strata, viz. Lowest and Middle Pleistocene. In France, in England and in Moravia only a single form has been found, each in one stratigraphical zone.

That of France is the oldest Water-mole known, viz. occurring in the Upper-Miocene (Vindebonian) fauna of Sansan (Dep. Gers). In this sub-pyrenean basin it lived together with *Mastodon angustidens*, *Pliopithecus*, *Macrotherium*, *Listriodon*, *Anchitherium*, *Palaeomeryx*, etc.

Pontian Desmans are known only from Polgardi, west of the Danube in Hungary. These remains are very fragmentary, as they have been washed out of a loam-layer in a limestone cave, which also contained bones of *Dinotherium*, *Hipparion*, etc. (KORMOS, 1911).

Neither of the Miocene nor of the Pontian Desmans do we know anything more about their range.

Fortunately, remains of Water-moles living in the Lower-Cromerian transition period between Plio- and Pleistocene have been preserved from several places, where they lived together with the typical primitive Vole, *Mimomys pliocaenicus*. These localities are: 1. Beremend and Villány-Kalkberg, both situated in the angle between Danube and Drave, in Hungary; 2. Püspökföld, in Transsylvania; 3. Gundersheim, in Rheinhessen; 4. Tegelen on the Meuse, in the Dutch province of Limburg; and 5. Was-senaar, near the Hague, also in the Netherlands. In these five localities we have to do with at least three different species.

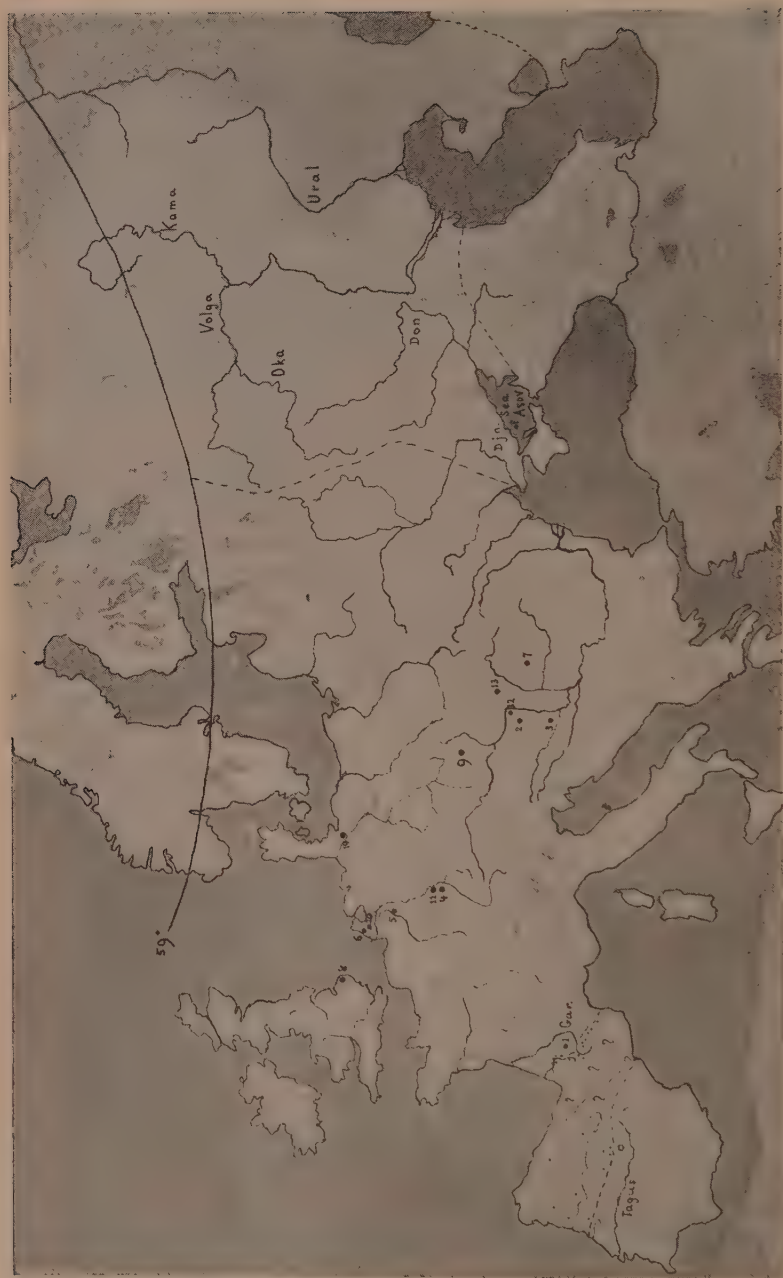
In the geologically younger Upper Freshwater Bed times, when *Mimomys pliocaenicus* had been succeeded by more advanced Voles, there lived in the east of England a Water-mole which differed but little from the Desman in the synchronic fauna of Stránská Skála (Lateiner Berg), near Brno.

Also the somewhat larger Desman, occurring in the "Haupt-fauna" of Mosbach, and the Dutch one of Bergambacht, belong to this group, which shows great resemblance to the recent Russian Desman. Therefore all these forms have been granted but a sub-specific value. In both the latter deposits the genus *Mimomys* has become extinct, and has been succeeded by Voles with persistently growing molars.

At the end of the Pleistocene a rather strong Water-mole lived, together with Magdalenian reindeer hunters, in the "Urstromtal" of the Elbe (GRIPP, 1937), not far from the foot of the Würm-ice sheet, in Holstein (Meiendorf). Also in the Danube basin remains of this robust Desman have been found in several Magdalenian caves (Pilisszántó, Puskaporos, Peskó).

The Russian Desman inhabits nowadays the waters of the Ural, the Kama, the Volga, the Oka, the Don, and many rivers debouching in the sea of Asov. Some years ago also the basin of the Dnjepr was occupied again (KRASSAWZEFF, 1933). The animal does not go farther north than 59° N. lat. in Europe. On the Asiatic side of the Ural Mountains the northern limit of the range runs steeply to the south, as the Siberian summers are too short to afford them a living.¹⁾

¹⁾ In view of the market value of the fur, the large Water-mole has aroused much interest in Russia of recent years, and attempts are being



Range of Water-moles, recent and fossil. --- Approximate limits of recent ranges. Localities of fossil Water-moles: 1 Sansan (Upper-Miocene); 2 Polgardi (Pontian); 3 Villány-Kalkberg, Beremend, Csarnóta, 4 Gundersheim, 5 Tegelen, 6 Wassenaar, 7 Puszkóvárda, (3-7 Lower-Cromerian with *Minomys pliocenaeus*); 8 West-Runtion, Ostend, 9 Stránská Skála, (8-9 Upper Freshwater Bed, with later forms of *Minomys*); 10 Bergambacht, 11 Mosbach, (10-11 Prae-rissian, with primitive *Arvicola*); 12 Pliszántó cave, 13 Puszkaporos and Peskó caves, 14 Meiendorf and Stellmoor, (12-14 Magdalenian).

Recent	<i>Galemys pyrenaicus</i>	<i>Desmana moschata</i>
Upper-Pleistocene		<i>D. m. hungarica</i> (12-14) ¹⁾
Upper-Praerissian		<i>D. m. mosbachensis</i> (11) M ¹ , Bergambacht (10)
Upper-Cromerian		<i>D. m. magna</i> (8) <i>D. m. moravica</i> (9)
Middle-Cromerian	<i>Galemys semseyi</i> (7)	<i>D. thermalis</i> (7) M ² , Wassenaar (6) Femur, Tegelen (5) <i>D. nehringi</i> (3-4)
Lower-Cromerian (Villafranchian)		<i>D. kormosi</i> (3-4)
Pontian	<i>Mygalinia hungarica</i> (2)	<i>Desmana pontica</i> (2)
Vindebonian		<i>Mygalea antiqua</i> (1)

¹⁾ The numbers indicate the localities on the map.

The past and present range of the Water-moles agrees rather well with that of the Beavers, that is in Europe, as neither in America nor in East-Asia have fossil Desmans been found.

I quite agree with KORMOS (1930, p. 16) that there is no reason to assume a migration of the Water-moles from the East, as has been done by SCHMIDTGEN (p. 140).

In both these semi-aquatic groups of Beavers and of Water-moles the oldest representatives in the Old World must be sought in Old-Tertiary times in Western and Central Europe. They increase in size and in specialization till they reach their greatest dimensions and adaptations during the Pleistocene. The recent Water-moles, just as is the case in the recent Beavers, are restricted to a few rather small regions, where human greed would soon render them extinct if their existence had not been ensured by recent intervention.

They have survived the whole Glacial Period in West and Central Europe.

The occurrence of Water-moles in Holstein during the diminution of the Würm (Weichsel) ice-sheet, disproves the assumption of CHARLEMAGNE (1930, 1936) that *Desmana* has died out in West and Central Europe by the influence of the advancing ice-sheets from the North, as well as from the Alps, during the Major-Glaciation (Riss-, Saale-). Moreover, it proves that the Northern limit of the Desman area did not coincide with the Southern limit of the Major-Glaciation, nor even with that of the Latest.

Desmana stands low temperatures very well, but fatal to it are high floods of the rivers, when its nest becomes inundated. It then tries to save its life by climbing the shrubs on the banks, or heaps of floating wood and branches, but the population dwindles considerably in such times. The occurrence of the Water-mole in the rivers of Russia which flow to the South, and its absence in those flowing to the North, both in Russia

made to prevent its extinction. In consequence of this several publications have appeared on the Wychuchol. I regret not to have succeeded in obtaining either one of the two publications (in the Russian language, edited in Moscow) in which a map of the distribution can be found, viz. OGNEV's "The Mammals of Eastern Europa and Northern Asia, I" (1928) and "Der Desman", edited by SCHAPOSHNIKOW (1936). The latter is a monographical study in which the biology, oecology, distribution, etc. have been treated by nine authors. (HEPTNER: "Russische Literature in den Jahren 1934-1936" in Zeitschr. f. Säugetierk. 13, p. 228 (1939).

and in Germany, has been explained by the fact that the floods are especially catastrophic when at the end of the winter the upper reaches of the river thaw before the ice-cover of the lower reaches has loosened. Naturally this will be the case with all rivers flowing to colder regions. That *Desmana* lived at the end of the Pleistocene in Holstein, in the "Urstromthal" of the Elbe, is not in contradiction to this. It is through these broad East-West fluvial-beds that the melting-waters of the Scandinavian ice-sheet took their way to the North-Sea, and that the East was colder than the West is clearly demonstrated by the courses of the border of the land-ice in Western Europe.

The small Franco-Iberian Water-mole is restricted to a much smaller region than is the large Russian, viz. in the utmost south of France and the northern half of the Iberic Peninsula. In France it is especially the waters of the Garonne and the Adour in the Hautes-Pyrénées where they live, but they linger also in the middle regions of the Adour, as far north as St. Sever. In the Iberic Peninsula they have not been encountered farther south than Madrid. Between this city and the western and northern coast, the Water-mole has been captured at several places between the rivers Mino and Mondego, further, in the Asturias and in the provinces of Burgos and Madrid. Whether they occupy the basin of the Ebro is unknown, although it seems probable.

The Water-mole of the centre of Spain is separated as the subspecies *rufulus* Graells from that of the Pyrenees. It is somewhat larger and slightly less dark.

On the map the small points in Southern France and in the Iberic Peninsula indicate the localities mentioned by MILLER (1912) and PUISSÉGUR (1935), where *Galemys* has been captured.

SCHMIDTGEN has drawn attention to the fact that the dentition of the Mosbach Desman has been much more worn off than any of the several recent specimens he saw. Therefore he doubted whether the extinct animal was so much specialized in his food as he thought the Russian Water-mole to be. Also the only dentition preserved of *D. m. hungarica*, and some of the teeth-rows from the Forest-Bed, are worn down to a remarkable degree. Now it must be taken into consideration that the older the dentition the greater the chance to be observed in sandy or clayish deposits by collectors, as then the roots have thickened

so much that the teeth do not fall out of their sockets after the animal's death, as is always the case with young teeth. Moreover, the Water-mole lived formerly fairly undisturbed, and as a rule will have died a natural death, because the musk of the caudal glands will have restricted their waylayers to a minimum. In contrast to this the recent animals will usually have no chance to become old, as they are eagerly hunted by man, and it is the skeletons of these victims which are preserved in the Musea.

The Pleistocene Water-moles seem, however, to have been still more omnivorous than is the Russian nowadays. That also the diet of the latter is by no means strictly of animal nature has been observed by Russian zoologists in the Desman cultures. Although insects, molluscs, crustaceans, fish, frogs, etc., are preferred, also vegetable food, such as rhizomes of *Phragmites* and *Nymphaea*, tubers of *Sagittaria*, etc., are regularly eaten. According to CHARLEMAGNE, and to SELEZNJOW, the nest consists of stems of water plants, and its bottom of moss, leaves (oak), waterplants and fish-bones.

The observations of French zoologists concerning the food of the Franco-Iberian Water-mole have revealed that this seems to be exclusively of an animal nature. The examination of numerous stomachs by TRUTAT disclosed indeed only insects (especially beetles), small crustaceans and fishes. With their strong, chisel-shaped incisors they make conspicuously large wounds and have been occasionally seen capturing trout of their own size. The insect remains were mostly those of night-flyers.

In *Galemys* the unicuspid are subject to a much more intensive wear than are the cusps of the molars: "A la machoire inférieure l'usure porte sur toute la série depuis i_1 jusqu'à p_4 . I_3-p_2 sont parfois si complètement rabotées qu'elles forment une surface continue. Les molaires restent à peu près intactes." On the five skulls at hand I observed the same. The cause of this will be the snatching and crushing of their armoured prey with the antemolar portion of the jaws, whereas the molars are little subject to wear because of the lack of vegetable food.

The state of wear in the Lower-Cromerian and geologically older species resembles that of the dentitions of the Russian Desman I saw. The molars are not less worn down than the premolars, as in *Galemys*; nor is there any specimen among them worn off to the same degree as are several of the Pleistocene dentitions. Thus, as far as the material permits to judge, we may conclude

that the older species known were not so strictly insectivorous as recent *Galemys*, nor omnivorous in such a measure as Pleistocene *Desmana*. Also the height of their unworn dentitions is distinctly less than in *Galemys*.

Clavicle and humerus of *Galemys* point to the fact that, as a digger it is less strong than *Desmana* of Russia. The latter burrows, in the banks of rivers and ponds, a nest with one or two long (3–6 m) entrances, which are begun deep enough below the surface of the water to be safe against freezing. They are burrowed obliquely upward to above the level of high water, and then the chamber is made which has no outlet to the open air.

Such-like burrows TRUTAT did not succeed in finding of *Galemys*, which is probably no digger at all. This animal lives at similar places as do crawfish, viz. in the many holes between the objects of all sizes drifted ashore along the river-side. Occasionally they take possession of the burrows of the Water-vole (*Arvicola*).

The upper-arm bone in all the fossil species ranges in slenderness between those of the two recent species, with the exception of *Mygalinia hungarica*, in which it is the most slender of all. The very strong clavicle of *Mygalea antiqua*, and the humerus, more robust than in *Galemys*, indicate that this Miocene species was a digger indeed.

The degree of specialization of the femur in Water-moles is to be read in the last line of Table V. In recent *Desmana* it appears to be distinctly more flattened than in the other forms, which will all have been swifter movers. The Russian Water-mole only exceptionally leaves the water and never goes far from it.

The thigh-bone of the Pleistocene subspecies *hungarica* and *moravica* is less flattened, as is also that of *D. thermalis*. In the smaller, Lower-Cromerian, Desmans the bone appears to be still somewhat more slender than in recent *Galemys*. According to TRUTAT, in summer the latter as a rule leaves the water at night to go hunting in the meadows on the banks, where it may sometimes be captured in the morning under grass-clumps and hay-cocks, where it creeps away when surprised by the daylight with which it agrees badly. Also under water it may be seen walking on the river-bed and occasionally rising to the surface to breathe (HINTON, 1929).

The most important function of the Desmans is, of course,

that of swimming, of which the completely webbed toes and the exceptionally long hind-feet give evidence. The relative length of the latter is greater in *Galemys* than in *Desmana* (cf. Table p. 287) where, however, the swimming power is supported by the powerful, laterally flattened tail which, in *Galemys*, is cylindrical almost up to the extremity and as slender as a rat's. As in the flattening of the tail of *Desmana* the muscles, as is known, do not play any rôle, the possible extent of a flattened portion cannot be detected on fossil vertebrae. From the few foot-bones preserved, it is apparent than in *D. nehringi* the hind-foot was not yet so much elongated as in any of the later species. In the Pleistocene forms the hind-foot was as long as, or even somewhat longer than, in the Desman of Russia, but not by far so long as in *Galemys*.

SURVEY OF THE FOSSIL WATER-MOLES

Desmana moschata hungarica Kormos

Pl. IX, fig. 5; Pl. XI, fig. 10. Text figs. 52, 58, 84.

- 1914 *Desmana moschata*, KORMOS, p. 206, figs. 1-4. Mandibular ramus with p_2 - m_3 .
 1915 *Desmana moschata*, ЭИКИ, p. 113. Fragment of tibia and of humerus.
 1916 *Desmana moschata* Pall. subsp. *hungarica*, KORMOS, p. 366, etc. Pl. 23, figs. 1a-b and 2a-b. Humerus and femur.
 All specimens are preserved in the Ung. Geol. Anst., Budapest.

Probably nearly related to it:

- 1937 *Myogale*, KRAUSE, p. 54, fig. 17a-d. Tibia-fibula.
 1939 *Desmana moschata* aff. *hungarica*, KOLLAU (in litt.). Fragment of sacrum.

Both these specimens are in the Museum f. Altertümer, Kiel.

Size somewhat larger than the Russian Desman.

Mand. ramus high; number (more than two) and place of mental foramina as in the latter. Premolars thick and short, especially p_4 where a strong ridge runs down from the vestigial paraconid. Roots of p_3 coalesced, one alveole. M_3 relatively large. On lower molars angular cusp between proto- and hypoconid strong.

Form of limb-bones most approaching *D. m. moravica* in form,

but much stronger. Coössified portion of tibia-fibula long, ankle joint robust.

The Hungarian remains were all found in Solutrean-Magdalenian caves; the German bones in the Late and Postglacial of Schleswich-Holstein, namely in the Rentierjägerlager of Meien-dorf and in the "Ahrensbergstufe (Mesolithicum, jüngere Dryaszeit)" von Stellmoor. -

Desmana moschata mosbachensis (Schmidtgen)

Pl. VIII, fig. 1; text fig. 13.

1925 *Myogale moschata mosbachensis*, SCHMIDTGEN, p. 132, etc., 1 fig. Max. with i^2 , c, p^2 - m^2 ; max. with p^2 ; a hor. ramus and a damaged ascending ramus of mandibles.

The specimens are preserved in the Naturhist. Museum der Stadt Mainz.

Size probably slightly larger than the Russian Desman.

Cingulum somewhat stronger developed. I^2 relatively large, canine and p^2 conspicuously strong. Mental foramina two. Mand. foramen placed rather high and forward. Roots of p_3 obliquely behind each other.

Gathered in the "Hauptfauna", at Mosbach, together with *El. trogontherii*, (älteste Formen nach *El. meridionalis* zu), *Hippopotamus*, etc. The genus *Miomys* has been replaced by Voles with rootless teeth (*Arvicola*).

The first upper molar out of the boring at Bergambacht, Holland, has been found together with three isolated molars of Voles and a molar of *Lemmus*. (SCHREUDER, 1936c). The microtine molars show persistently growing crowns, just like those gathered in the Mosbach Sands (Hauptfauna). However, the size of the Dutch molar of *Desmana* is distinctly less than that mentioned by SCHMIDTGEN of m^1 in the Mosbach dentition, and therefore I have not identified the Bergambacht tooth with the latter. The size agrees with that of the recent Russian Water-mole, but the proportions are other than in all the recent specimens of m^1 I saw (Tab. I).

Remarks:

Regarding the characters of the upper dentition from Mosbach I draw on the excellent study of SCHMIDTGEN. Whereas this author has given the length of the canine to be 2.6 mm in the text and 2.7 in the Table, I have noted 2.65 mm in Table I. SCHMIDTGEN's statement that p^2 of *D. m. mosbachensis* is one-rooted will be a slip of the pen. So far as can be detected in the photo, there are two roots, as in all Water-moles known. Moreover, the author wrote: "Der Zahn stimmt mit den rezenten in Allgemeinen überein, nur ist bei keinen der letzteren das Basalband so stark ausgebildet". When any difference had been found in the number of the roots, this would certainly have been mentioned.

Notwithstanding the large size of the upper dentition, he assumed the Mosbach Desman to have been no larger than the recent one, since both the lower jaw fragments fall within the width of the variety of the latter. I observed, however, that the toothless ramus (114B of the Mainz collection, indicated with 5 on SCHMIDTGEN's Table, p. 138) is not full-grown. The quite empty alveoles reveal that the teeth have fallen out with roots and all. This is the proof that the teeth were young and the roots not yet thickened and firmly fixed in the sockets. As to the age of the other fragment we know nothing but, according to the author, it is "vielleicht etwas grösser" than the recent jaws.

Desmana moschata moravica subsp. nov.

Pl. IX, fig. 6; Pl. XI, figs. 11, 18. Text figs. 30, 44,
60, 72, 76, 79, 81.

1925 *Myogale moschata*, KNIES, p. 93.

1934 *Myogale moschata*, STEHLÍK, p. 75, etc., Pl. VI, figs. 21-27.
Some mand. fragments, i_1-i_2 , p_2-p_4 , m_1-m_3 ; several hum.,
fem., and fragsms. of tibia-fibula.

All specimens are preserved in the Mährisches Landesmuseum, Brno.

Size somewhat smaller than the Russian Desman.

Mand. ramus distinctly higher behind the canine than behind p_2 , high and thin behind m_3 . Number and place of mental foramina variable as in the Russian Desman. Teeth rather low, cingulum not sharply defined, but observable also round the

protoconid of the molars, no cusplet in the valley between both outer cusps. Relative size of unicuspid and molars as in *D. m. magna*.

Roots at p_3 nearly always obliquely set. Trace of paraconid at p_4 . Equal ant.-post. extent of endo- and metaconid at molars.

Humerus somewhat more flattened at shaft, and more slender than in the Russian Desman, latiss. crest less far down. Femur more slender, and less flattened. Tibia-fibula strong at distal end.

Stránská Skála, near Brno, is the only locality from which this form is known.

STEHLÍK (1934) assumes the fauna (with *Trogontherium cuvieri*, etc.) to be synchronic with the "Hauptfauna" of Mosbach, thus slightly younger than that of the Upper Freshwater Bed. As the deposits in which the remains have been gathered are "umge-lagert", where even recent forms are mixed with the fossils of different geological age, it cannot be made out with absolute certainty in which period the Water-mole did live there. However, its great resemblance to the English form makes it probable that it is not much younger.

Desmana moschata magna (Owen)

Pl. VIII, figs. 7, 8; Pl. IX, fig. 1; Pl. X, fig. 9; Pl. XI, figs. 1, 17, 21, 22, 25. Text figs. 2, 11, 14, 15, 25, 34, 39, 53, 57, 65, 78.

1846 *Palaeospalax magnus*, OWEN, p. 25, fig. 25. Mandibular ramus with p_2 - m_3 .

1864 *Sorex moschatus*, LARTET, p. 1201. The same mandibular ramus.

1869 *Mygale moschata*, DAWKINS, p. 210. The same mandibular ramus.

1872 *Sorex moschatus*, DAWKINS, p. 417. The same mandibular ramus.

1882 *Mygale moschata*, NEWTON, p. 98, etc. Max. with c - m^2 ; several mand. with premolars and molars; i_1 - i_2 in situ; caudal vert., hum., fragm. of tib. and of tib.-fib.; calc., metat. II.

Also present: metat. I and IV, max. with i^2 - c , p^4 - m^2 , two isolated m^1 and one m^2 .

All specimens are in the British Museum (Nat. Hist.), London.

Size as *D. m. moravica*.

Bridge over infra-orbital canal thin and inclined as in the Russian Desman. Dentition somewhat higher than in all other subspecies, cingulum slightly less expanded, but more sharply defined. Molars, especially m_3 , but not the unicuspid, smaller than in the Russian Desman and less clumsy. Parastyle at m^1 weakly developed.

Lower jaw highest and thickest behind m_1 ; not more than two mental foramina, and those of great size. Roots of p_3 straight in the row, compressed from before backward. Exceptionally there still exists a trace of the paraconid at p_4 . Equal ant.-post. extent of meta- and endoconid at lower molars; one or two minute knobs are the only remains of the cingulum between the two outer cusps. Transversal diam. of hind-lobe much greater than of fore-lobe in m_1 .

Humerus similar to that of *D. m. moravica*, but shaft slightly rounder. Mt. I less. mt. IV more slender than in the Russian Desman.

All specimens from West-Runton, with the exception of the type which was obtained at Ostend, near Bacton. The subspecies is only known from the Upper Freshwater Bed. In this well-known classic fauna *Mimomys pliocaenicus* has been replaced by *Mim. intermedius*, etc.

Remarks.

Three upper molars have been found isolated, they are not worn, or hardly so. One m^1 (6153) is a tooth germ, a quite undamaged enamel cap of the same colour as the other material. The other m^1 and also the single m^2 (6144 and 6144A) seem to have suffered considerably from water transport. At m^1 the enamel layer has been almost quite worn off at the fore and hinder outer angle of the crown. Also the root ends have been scoured off. The outer border of m^2 has got lost, and also the root side is mutilated. This tooth is covered with a brown sheath (of bog-ore?) that has got rubbed off at the most projecting portions.

It is not precluded that both these molars may have been found in a secondary place, and that they are geologically somewhat older than the other remains. The more so as they are slightly smaller than those, and the metaconule is still much more distinct

in m^1 than even in the unworn cap, where this cusplet has been almost quite absorbed in the crescent of the protocone.

Where TRUTAT (1891, p. 107) found the particulars he mentions respecting "*Paleospalax magnus* Owen" I cannot understand. Clavicles and occiput have never been found for instance.

Desmana thermalis Kormos

Pl. VIII, fig. 4; Pl. IX, figs. 2-4; Pl. X, figs. 10, 14; Pl. XI, figs. 2, 12, 16, 24. Text figs. 2, 9, 12, 45, 51, 61, 66, 87.

1930 *Desmana thermalis*, KORMOS, p. 5, etc. Fragments of max. with p^2 - m^3 , p^2 - m^2 , p^2 ; many mandibles with premolars and molars; i_1 - i_2 in situ; several hum., fem.; metat. V, fragments of ulnae, tib.-fib.

The majority of the material is preserved in the three collections in Budapest; a few specimens in the Basle Museum.

Size as *D. m. moravica*.

Bridge over infra-orbital canal broad and rather vertically set. Height of dentition as in *D. m. moravica*, but cingulum more extended and sharply defined.

Premolars rel. larger than in the latter. Single root of p^1 vertically grooved, sometimes also the post. root of p^2 . P^3 quad-ratic, the two roots more or less fused, in the latter case the post. root may show a groove. P^4 more trenchant than in the subspecies of *D. moschata*. M^1 with rather long cutting edge.

Lower jaw somewhat more slender and flat than in *D. moschata* and its fossil subspecies. The two crests on the inner side of the angular process not far from each other. Ant.-post. diameter of ascending ramus rel. great; place of mand. foramen low. Mental foramina two. I_1 slender. Paraconid of p_2 absorbed in main cusp. Roots of p_3 obliquely set, or straight in the row, but then compressed from before backward. P_4 more trenchant than in the other forms, with vestigial paraconid and broad heel.

Humerus like that in *D. m. moravica*, but slightly smaller; flatter at prox. end. Femur flatter at prox. half, caput more projecting inward. Shaft of tibia-fibula cylindrical.

The species is known from Püspökföld (Transsylvania), among the fauna mentioned for *Gal. semseyi* (p. 311).

1939 *Desmana* aff. *thermalis*, SCHREUDER, p. 172, figs. 4 and 6. M² and mand. fragm. Wassenaar.

1939 *D. thermalis tegelensis*, SCHREUDER, p. 172, fig. 2a and b. Two fragm. of femur. Tegelen.

Pl. VIII, fig. 6; Pl. XI, fig. 13a-c. Text figs. 23, 31, 77.

The proximal femur fragment is in the coll. BÖHMERS and VAN BEMMEL, in the Zoological Museum, Amsterdam; the three other specimens in that of the Geol. Stichting, Haarlem.

It appears that probably two Water-moles of different size, most resembling *D. thermalis*, occurred in the Netherlands in Lower-Cromerian times.

The femur from Tegelen is of the same size as that of *D. nehringi*. The proximal half is similar to the bone of *D. thermalis* up to the slightest detail, but the distal portion exhibits some distinct differences. It is less broad, the outer condyle is remarkably narrow and the intercondylar space wide ¹⁾.

The mandibular fragment out of synchronic layers, in the Wassenaar boring, has belonged to a larger Water-mole, as it agrees in size and in form with *D. thermalis*. However, the distance between the hinder alveole of m₃ and the mandibular foramen is shorter than in the latter.

The upper molar out of the same layer undoubtedly belongs to the same species. It is slightly larger than the only upper m² of *D. thermalis* preserved. The parastyle is still more developed than in the latter tooth and much more so than in the recent Russian *Desman* and in the Water-mole of the Forest-Bed.

In Tegelen the Water-mole formed part of the following Villafranchian mammalian fauna:

Desmana thermalis tegelensis subsp. nov. (SCHREUDER, 1939).

Talpa spec. (not yet described)

Hypolagus brachygnatus KORMOS (SCHREUDER, 1936b)

Mimomys pliocaenicus F. Major (HINTON, 1926)

Mimomys newtoni F. Major (HINTON, 1926)

Hystrix cfr. *etrusca* BOSCO (BERNSEN, 1932)

Castor fiber L. (SCHREUDER, 1929, 1931)

Trogontherium boisvillettii LAUGEL (SCHREUDER, 1929, 1931)

Pannonictis pilgrimi KORMOS (SCHREUDER, 1935)

Pannonictis pliocaenica KORMOS (SCHREUDER, 1935)

¹⁾ See Addendum, p. 329.

- Hyaena perrieri* Cr. et Job. (BERNSEN, 1931; SCHREUDER, 1935)
Ursus etruscus Cuv. (NEWTON, 1913; BERNSEN, 1932; SCHREUDER, 1935)
Sus strozzi Meneghini (RICHAZ, 1921; BERNSEN, 1931; SCHREUDER, 1936a)
Elephas meridionalis Nesti (RICHAZ, 1921; BERNSEN, 1930)
Rhinoceros (Dicerorhinus) etruscus Falc. (RICHAZ, 1921; BERNSEN, 1927)
Rhinoceros mercki Jäger (BERNSEN, 1927)
Equus stenonis Cocchi, race *major* Boule (BERNSEN, 1931; RAVEN, 1935)
Cervus (Eucladoceros) teguliensis Dubois (DUBOIS, 1905, 1906; BERNSEN, 1934; KUNST, 1937)
Cervus (Rusa) rhenanus Dubois (DUBOIS, 1905; BERNSEN, 1934; KUNST, 1937)
Cervus dicranus Nesti (?) (DUBOIS, 1905; BERNSEN, 1933; KUNST, 1937)
Leptobos etruscus Falc. (These remains are not yet described)
Macacus cfr. *florentinus* Cocchi (BERNSEN, 1931)

The *Desmana* remains of the Wassenaar boring were found together with a typical first lower molar of *Mimomys pliocaenicus*.

Galemys semseyi Kormos

Pl. X, fig. 5. Text figs. 33b, 49 and 64.

1913 *Galemys semseyi*, KORMOS, p. 140, Pl. VI, fig. 2a-d. Fragm. of mandible with p_4 - m_3 .

1938 *Galemys semseyi*, KORMOS, p. 172. Same fragm. of mandible. The specimen is preserved in the Ung. Geol. Anst., Budapest.

Size smaller than *D. nehringi*, more approaching *Gal. pyrenaicus*. Cingulum much reduced and faint. P_4 elongated, with considerable metaconid, paraconid low.

Valleys between molar cusps rather narrow, not wide as in recent *Galemys*. Number of mental foramina probably two.

The species is only known from the Middle-Cromerian deposits of Püspökföld, together with *D. thermalis*, *Beremendia fissidens*, *Hypolagus brachygnatus*, *Trogontherium cuvieri*, *Mimomys pliocaenicus*, *Mim. intermedius*, *Rhinoceros etruscus*, *Macacus* cfr. *florentinus*, etc.

Remarks:

According to KORMOS (1913) the generic name is based upon the fact that "Cette espèce, par la forme et les dimensions du maxillaire et des dents se rapproche beaucoup plus du *G. pyrenaicus* que du *D. moschata*". The author does not go further into the matter of agreement, but mentions the differences with recent *Galemys* in the coronoid process, in the very peculiar p_4 , in the size of the mental foramen, the form of the ramus, etc. All these differences are distinctly seen in the figures on his Pl. VII. When we leave out of consideration the size of the jaw, which does not carry much weight as regards the generic identity, the features which point to *Galemys* are only the lack of distinct muscular ridges on the angular process, which, however, is damaged at the extremity, and the reduced cingulum. The broad coronoid process is likewise broken off, but the intact base of its posterior border shows that the outline of this process must have been just intermediate in form between that of both living Water-moles. Similarly the development of the cingulum is distinct only along the inner half of the anterior side of the molars, but absent at the inner side. The elongated p_4 standing straight in the row, and furnished with a strong heel and a considerable metaconid, has nothing in common with the high, short, obliquely set tooth, with rudimental heel, in recent *Galemys*. Also the narrow valleys between the cusps of the molars more agree with *Desmana* than with *Galemys*, with its high sharp cusps and deep wide valleys.

All in all, it may be accountable that KORMOS referred this Water-mole, which is but triflingly stronger than recent *Galemys*, and shows a much reduced cingulum and no muscular crests on the angular process as far as present, to the latter genus, but it is by no means less justifiable to class it in the genus *Desmana*. Unfortunately, no other remains of this form could be studied, as the second lower jaw mentioned (KORMOS 1938, p. 165) could not be found anywhere in the collections in Budapest. More complete remains will be needed to settle the affinities of this smaller species from Püspökföld. Till such time the name of *Galemys semseyi* Kormos may be maintained.

Desmana nehringi Kormos

Pl. VIII, fig. 3; Pl. IX, figs. 7-11; Pl. X, figs. 8, 11-13; Pl. XI, fig. 3, 4, 14, 19, 23. Text figs. 4, 32, 35, 41, 44, 50, 62, 67, 80.

1913 *Desmana*(?) *Nehringi*, KORMOS, p. 138, Pl. VI, figs. 1a-f. Two fragments of mand. with p_4 - m_1 . Type.

1930 *Desmana Nehringi*, KORMOS, p. 3.

1936 *Desmana Nehringi*, HELLER, p. 106. Fragment of tibia.

1938 *Desmana Nehringi*, KORMOS, p. 164, etc., figs. 1-4. Ant. portion of skull with c - p^3 sin. and c , p^2 , p^3 dext.; several mand. with prem. (p_2 - p_4) and molars, several hum. and fem., one scap., rad., tib.-fib.; fragms. of uln. and tib.-fib.

Further present max. fragm. with c - p^2 ; mand. fragm. with i_1 - i_2 ; a caudal vert. and a mt. IV.

It is regrettable that the type fragments cannot be found anywhere in the Nat. Hist. Museum in Vienna. By far the majority of the Hungarian material is preserved in the Budapest collections; a few specimens occur in collections at Kiel, Basle, Amsterdam, etc. The single specimen from Gundersheim is in the possession of Dr HELLER, Heidelberg.

Size intermediate between *D. moschata* and *Gal. pyrenaicus*.

Cingulum rather strong, dentition low. Molars small in relation to premolars. Rostrum rel. narrow, not broadened at large incisors, for. incisivi short. Canine not much larger than p^2 , but higher, not premolarized. Premolars elongated. P^2 , p^3 and p^4 three-rooted. P^3 much smaller than p^2 , triangular with rounded angles, distinct third cusplet above inner rootlet. (In p^2 only a bulge there).

Horizontal ramus of mandible relat. low; ascending ramus with coron. process intermediate in height between *D. moschata* and recent *Galemys*. Mental for. 2-4. Only one short crest at the inner side of ang. process, strong crest at the outer. I_2 not much elongated. P_2 conspicuously large, with faint paraconid. P_3 elongated, obliquely set, roots thin and close together, the post. pushed out of the row. Paraconid at p_3 and p_4 more or less distinct. Trace of metaconid may occur at p_4 , endoconid strong. Cingulum also present along the posterior side of m_1 and m_2 , great ant.-post. extent of endoconid, ant. valley wide and deep. M_3 relatively small.

Slenderness of limb-bones intermediate between *Desmana* and

Galemys. Femur not much flattened, collum and third trochanter short. Relative length of tibia and hind-foot not so great as in the later Water-moles.

The species is known from the Baranya district (Beremend and Villány-Kalkberg) in Hungary, and one specimen from Gundersheim, Rheinhessen. The same Lower-Cromerian = Villafranchian mammalian fauna as has been mentioned under *D. kormosi*.

Desmana kormosi spec. nov.

Pl. X, figs. 1-3, Pl. XI, figs. 5-7, 15, 20. Text figs. 8, 19, 20, 28, 32, 40, 48, 55, 70, 75, 83.

1936 *Galemys semseyi* KORMOS, HELLER, p. 106. M¹ sin.

1938 *Galemys semseyi* p.p., KORMOS, p. 171, 1 fig. P⁴-m³ in situ. (This specimen has been chosen by the present author as the type of *D. kormosi*.) Several hum., fem., mand. rami with last premolars and the molars.

Further, p₂ in situ, one fragm. of an ulna and two of tib.-fib. have been preserved.

The Hungarian material is preserved in different collections in Budapest; the German specimen in the collection of Dr HELLER, Heidelberg.

Size as *Gal. semseyi* K., thus slightly larger than recent *Galemys*. Bridge over infra-orbital canal thinner and more inclined than in the latter. Dentition somewhat higher than in *D. nehringi*. Cingulum slightly more extended than in all other Water-moles, sharply defined. Premolars not elongated. P², p³ and p⁴ three-rooted. P⁴ short, the rounded main cusp and the inner cusps rather independent of each other. At m² the strong cingulum round the parastyle forms a fifth outer cusplet.

Mental foramina usually 4. Mand. for. rather high and backward. No longitudinal crests on inner side of angular process, a rather strong one on the outer. P₃ somewhat reduced, but only a trifle obliquely set. P₂ not much enlarged. Metaconid of p₄ indicated only by a ridge or bulge, thus trigonid not distinct. At m₁ and m₂ cingulum also present along the posterior side. Humerus somewhat more slender and rounder than in *D. nehringi*; femur as slender, but collum not so short.

The species is known from Beremend and Csarnóta in Hungary,

and an upper molar from Gundersheim in Rheinhessen. In both regions it occurs in a typical Lower-Cromerian fauna, e.g. together with *Desmana nehringi*, *Mimomys pliocaenicus*, *Mim. newtoni*, *Hypolagus brachygnatus*, etc.

Remarks:

Several years after the discovery of the lower type jaw of *Galemys semseyi* at Püspökföld, KORMOS gathered many remains (limb-bones, max. with p^4-m^3 , lower jaws with p_2 , p_4-m_3) of a Water-mole of about the same size in the somewhat older (Lower-Cromerian) deposits of Beremend and Csarnóta. With respect to this form the author wrote (1938, p. 173): "Es besteht m. E. kein Zweifel, dass die angeführten kleinen Bisamspitzmausreste der Villányer Gegend *Galemys semseyi* angehören". This assumption is based upon the size, the presence of the, here somewhat weaker, metaconid on p_4 , and upon the occurrence of "nur geringe spuren eines Basalbandes".

The size is indeed fairly the same, but p_4 is much shorter than in *Galemys semseyi*, and the metaconid is present on only two of the four specimens I saw, and it is weaker than in the Püspökföld tooth. On the p_4 in the jaw of the Kiel collection, however, hardly a trace of the metaconid is distinguishable, and in the jaw No. 4 of the KORMOS collection, it is quite absent, the place being merely indicated by a faint ridge (fig. 48a). Concerning the cingulum on the teeth, I must state that it is strongly developed in all the specimens present, even more so than in recent *Desmana*, because it is distinct also along the posterior side of m_1 and m_2 (fig. 55b). It traverses the outer valley and is absent only at the base of the hypoconid. The strength of the cingulum is much like that in *D. nehringi*, but the extent is still slightly greater. Also the form of the molars is strikingly the same, and distinctly differs from that in the Püspökföld jaw.

In this way I feel obliged to deny the specific identity between this latter jaw and those from Beremend and Csarnóta. Affinities with *Galemys* not being present, the smaller Lower-Cromerian remains must be referred to the genus *Desmana*, since also the most characteristic feature of the fourth upper premolar can be observed, viz. the round anterior side of the main cusp.

In honour of Dr KORMOS, who has so greatly enriched our knowledge of the fossil Micromammalia of Middle Europe, I

take pleasure in giving this well-established species the name of *Desmana kormosi*, choosing as the type the upper jaw fragment with the p^4-m^3 (Nation Mus., Bud. 4045), and as the co-type lower jaw with p_2, m_2-m_3 (coll. K. no. 4).

Mygalinia hungarica (Kormos) gen. nov.

Pl. X, figs. 6, 7. Pl. XI, fig. 9. Text figs. 36, 46, 47, 54.

1913 *Galemys hungaricus* KORMOS, p. 142, Pl. VII. figs. 2a-b and 3a-d. Fragments of mand. rami with fourth premolars and molars.

1938 *Galemys hungaricus* KORMOS, p. 170. Humerus.

Moreover, (not mentioned by K.) fragm. of ulna and of tibia. All the specimens are preserved in the Ung. Geol. Anst., Budapest.

Smallest Water-mole known, intermediate in size between *Gal. pyrenaicus* and *Neomys fodiens*, the Water-shrew. Dentition rather low. Limb-bones very slender. Ascending mand. ramus with rather strong backward inclination. Mental foramina 2; one beneath m_1 , the other in front of p_2 . P_4 is thick with distinct trigonid, paraconid surrounded by cingulum, strong talonid with hypoconid and faint endoconid. Alveoles of p_3 slightly smaller than those of p_2 . Except p_1 all premolars with 2 roots standing free behind each other. Cingulum much developed on all teeth; on the molars it is only absent at the base of the hypoconid and along the greater posterior portion of the inner side. Humerus very slender, cylindrical shaft.

The species in known only from the Pontian deposits in a cave at Polgardi, Hungary, and appears in a fauna with *Hipparion*, *Gazella*, *Hyaena eximia*, *Desmana pontica*, etc.

Remarks:

In order to avoid confusion the following remarks may be given here respecting the material (échantillons nos. 1-7) referred by KORMOS (1913) to *Gal. hungaricus*. In No. 2 (Ob/5070B) an isolated m_3 could be glued in. The échantillons Nos. 3 and 6 fit together and could be united into one specimen (Ob/5070A). The molar in échantillon No. 4 (KORMOS, Pl. VII, fig. 4) reveals that this mandibular fragment cannot be referred to a Water-mole. Échantillon No. 7 contains the unicuspid $c-p^2$, but they belong to the larger species *D. pontica*.

The dentition is low, lower than in *D. kormosi*, the cingulum much extended, the width of the valleys of the molars narrow and the cusps broad. Thus, apart from the form of the ascending ramus of the lower jaw, there would be every reason to refer also this species to the genus *Desmana*. However, the ascending ramus and in correlation with it, the proportions at the base of the skull are so different from that in all Water-moles known, as regards its backward inclination as well the position of the condylar process, that I do not think it justifiable to do so. Although the material is scanty, I have termed this small Water-mole provisionally *Mygalinia hungarica* (Kormos).

Desmana pontica spec. nov.

Text. figs. 5, 21, 42, 63.

1913 *Galemys hungaricus* pr. p. KORMOS, p. 142, échantillon 7. C-p² (not pm₂-pm₄).

1930 "eine grössere Art," KORMOS, p. 3.

Specimens present: c-p² in situ; m¹; ant. end of mand. with c-p₂; two mand. fragments with m₂; isolated m₂.

Chosen as the type by the present author: c-p² in situ (Ob/5074); as the co-type: the anterior portion of the mandible with c-p₂ (Ob/5074C).

All specimens are preserved in the Ung. Geol. Anst., Bud.

Size about that of *Gal. pyrenaicus*. Dentition not high. P¹ not oppressed by canine. The latter, with considerable post. talon, is merely a trifle larger than p¹, but smaller than p². P² and p³ three-rooted. Proto- and metaconule of m¹ equally strong; hypocone much weaker than protocone; strong cingulum along outer side of paracone.

Symphysial thickening of lower jaw not farther back than beneath p₁. Mental foramina most probably two, ant. one in front of p₂. I₂ not much stronger than i₁; i₃ small. Lower canine not incisiform. P₁ and p₃ so much oppressed by the large, clumsy p₂ that the roots of p₁ stand transversely side by side and those of p₃ obliquely from the front backwards. Great extent of cingulum at lower molars, absent only at base of hypoconid and along the post. half of the inner side.

The species is known only from Pontian deposits in a cave at Polgardi, Hungary, from where already *Mygalinia hungarica* has been mentioned.

Remarks:

The remains of Water-mole from the Pontian of Polgardi, recorded by KORMOS (1913), have received the name of *Galemys hungaricus*. The reason why this generic name has been chosen is not mentioned, but it will probably have been the small size of these specimens. Afterwards KORMOS revised the material, for, in the publication on *D. thermalis* (1930) we read (p. 3), that in Polgardi, besides *Galemys hungaricus*, there occurs "eine andere leider schwach belegte grössere Art.". So I found among the material on loan from the Geol. Anstalt, in Budapest, two tubes with these larger remains from Polgardi, indicated as "*Galemys spec.*". Undoubtedly this is a very interesting new species of approximately *Gal. pyrenaicus* size, which I will name *Desmana pontica*. It is represented by a fragment of upper jaw, with $c-p_2$, an isolated m_1 , the rostral portion of a lower jaw with $c-p_2$ (probably échantillon No. 7, KORMOS 1913), a right and a left mandibular fragment with m_2 in situ. It is doubtful whether the proximal half of an ulna, the shaft of a humerus and the distal half of two tibiae-fibulae, referred to this species (on the label), really belong to it (pp. 327-329).

Concerning the teeth the generic name of *Desmana* is justified by the particulars of the dentition, the low broad form of the unicuspid preserved, and by the strong cingulum, namely, almost all round the lower molars, along the posterior side of the upper molar, etc. If the limb-bones mentioned above indeed belong to the teeth a new generic name must be established.

Mygalea antiqua (Pomel) gen. nov.

Text figures 6, 27, 43, 68, 71, 73, 74, 82, 85, 86.

- 1838 *Mygale Pyrenaicus*, BLAINVILLE, Ostéogr. Insect., pp. 99 and 115, Pl. XI. Fragment of humerus.
- 1848 *Mygale antiqua*, POMEL, p. 161. Idem.
- 1848 *Mygale antiqua*, PICTET, Paléont. I, p. 175. Idem.
- 1851 *Mygale sansaniensis* pr. p. LARTET, p. 18. Idem and clav., astr., navic., and fragm. of hum., rad., 2 uln., tib.-fib.
- 1888 *Mygale antiqua*, SCHLOSSER, p. 124. Idem.
- 1891 *Mygale antiqua*, FILHOL, p. 26, Pl. I, figs. 11 and 12. Fragm. of max. with p^1-m^3 ; mand. with i_2 , c , p_1 , p_3-m_3 . These jaws belong together. All the specimens form part of the coll. LARTET, in the Muséum National d'Hist. Nat., Paris.

Size of *Gal. pyrenaicus*, but more robust. Dentition less high, cusps less sharp. Premolars regularly increasing in size from the front backwards.

P¹ and p² two-rooted, p³ and p⁴ three-rooted. Main cusp of p⁴ rounded anteriorly; deutercone conical, small and rather independent; tritcone minute, surrounded by cingulum. Outline of upper molars rather quadratic; hypocone small; two cusplets at parastyle corner of m² and m³. Partition of mesostyle at m² less deep than in later Water-moles.

Lower jaw robust, especially thick and low behind m₃. Two mental foramina. I₂ not much elongated, distinct cusplet at base. I₃ stronger than canine; the latter not incisiform, one-rooted like p₁. P₂ with double root; p₃ with two roots standing free behind each other. At p₄ no distinct trigonid, as the metaconid is barely perceptible, and at the anterior end of the tooth there is only one bulge (no cingulum surrounding a paraconid). Cingulum at lower molars absent along the greater portion of the inner side and at base of proto- and hypoconid; angles made by the horns of these cusps rather wide. Clavicula stout. Humerus approaching *Gal. pyrenaicus* in length, and *D. nehringi* and *D. kormosi* in proportions, but medial muscle attachment forms a less broad oval plate. Tibia-fibula different from later Water-moles in the abrupt end of inner malleolus and relatively small fibular portion of distal articulation.

Other mammals of the Upper Miocene (Vindobonian) fauna of Sansan are: *Amphicyon*, *Anchitherium*, *Listriodon*, *Palaeomeryx*, *Chalicotherium*, *Mastodon*, etc.

Remarks:

Of the different specimens preserved only the clavicula and the foot-bones are undamaged. By the disintegration of the maxillary bone the upper teeth stand at some distance from each other in the row. The colour of the type humerus is yellowish, as is also that of the clavicule. The jaws and teeth are black, like the fragment of the radius. The other specimens are brown, more or less dark.

The Miocene Water-mole of Sansan received from POMEL (1848) the name of *Mygale antiqua*. FILHOL (1891), in his revision of the fauna of that locality, maintained this generic name for the three species he deemed to be present there. It indicates the great resemblance which both authors observed with recent

"*Mygale*" *pyrenaica*. The maintainance of a peculiar generic name I think to be suitable for the purpose, because that of the recent small Water-mole now being *Galemys*, the required distance is at the same time effected between the latter and the French fossil Watermole. For the resemblance both to *Desmana* and to *Galemys* is less than that between the latter genera mutually. First of all, there is the interesting fact that the premolars of *Mygalea* are conical and all stand upright, not inclined forward. The enlargement of the second premolar, at the cost of the first and the third, has not yet taken place; the upper premolars regularly increase in size from the front backwards. Moreover, the lower canine is not yet incisiform and incorporated in the incisival apparatus of the dentition, but is caniniform, viz. conical, with a somewhat backward inclined top. The broad lobes and narrow valleys of the lower molars resemble those in *Desmana*.

REMAINS OF INSECTIVORA REFERRED ERRONEOUSLY TO
MY(O)GALE

Mygale nayadum et *arvernensis* Pomel

Text figs. 88-95

- 1844 *Desman arvernien* (Nob.), POMEL, p. 593; communiqué séance 17 juin, 1841.
 1848 *Mygale nayadum* et *arvernensis*, POMEL, p. 162. Mandibula with teeth; humerus.
 1853 *Mygale nayadum*, POMEL, p. 12.
 1859 *Mygale naiadum*, GERVAIS, pp. 54 et 55.
 1929 *Talpa* cfr. *brachychir* v. Mey. (1846), VIRET, p. 44, Pl. XXVIII, figs. 9-11, text fig. 5. Two fragm. of mand. with p₄, molars and some alveoles of other premolars; humerus.

All the remains have been gathered in Coderet-Branssat, except the type specimens which were found in the somewhat older deposits of Chauffours (Puy de Mont-Doury).

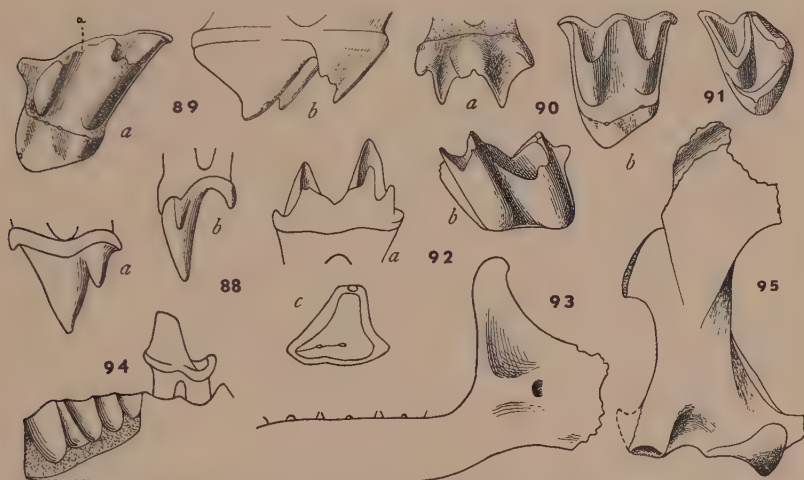
Professor STEHLIN entrusted me from the collection of the Naturhist. Museum, at Basle, with some very small isolated teeth (upper and lower molars and p⁴) of Talpid character, gathered in the Upper-Oligocene (Upper Stampian) deposits of Coderet (Branssat), Limagne Bourbonnaise.

P⁴ (Cod. 2068) is a left tooth, short, high and three-rooted, not worn at all. A cingulum is present all round, weakest at the outer side at the base of the main cusp, strongest along the posterior and at the inner side, where it surrounds a rather independent heel and bears a pointed conical inner cusp (deuterocene). The main cusp is also conical when seen from the front; it is somewhat compressed transversely. Only the posterior slope forms a sharp edge and is interrupted by a tritocone. This cusp is compressed in the same direction, and lies in one line with the main cusp. Its fore and hind slope form a sharp edge.

On the upper molars, left specimens, the styles are less strongly developed than in the Water-moles. The mesostyle shows only a faint trace of bipartition, just as in the unworn teeth of *Urotrichus*, in *Scaptonyx*, and in some specimens of *Talpa europaea* (MILLER, 1912).

The protoconule, and still more the hypocone, are faint, being absorbed by the crescent of the protocone almost up to the top. As in *Galemys*, only a trace of the metaconule is to be seen on the unworn tooth. The cingulum is narrow, and observable only along the fore and hind side of the teeth, where it broadens at the outer, end, forming the para- and the minute metastyle.

M¹ (Cod. 2076) has a relatively long cutting-edge, the posterior horn of



Mygatalpa arvernensis Pomel, Branssat (Coderet).

- Fig. 88. P4 sin., a, ext., b, post., c, above; 10×. Basle Museum, Cod. 2068.
 Fig. 89. M1 sin., a, crownview, b, post.; 10×. B. Mus., Cod. 2076. a, notch in mesostyle.
 Fig. 90. M2 sin., a, ext., b, crownview; 10×. B. Mus., Cod. 2134.
 Fig. 91. M3 sin., crownview; 10×. B. Mus., Bst. 5024.
 Fig. 92. M2 sin., a, int., b, ext.-above; 10×. B. Mus., Cod. 2083.
 Fig. 93. Mandibular ramus dext., int.; 5×. Coll. Viret, Lyon.
 Fig. 94. Fragment of mand. sin. with p4, ext.; 10×. Coll. Viret, Lyon.
 Fig. 95. Humerus sin., ant.; 5×. Coll. Viret, Lyon.

the crescentic metacone extending far backwards. The parastyle is best developed, the mesostyle shows a shallow notch in the middle (fig. 89a). The tooth at hand is hardly worn. The anterior and the inner side do not make a right angle, but an acute angle, so that the tooth is directed obliquely backward and outward. A minute trace of the cingulum occurs at the base of the border line between the protocone and the protoconule, and also at both ends of the outer side.

The m² (Cod. 2134) at hand is hardly, or not at all, worn. The superficial bipartition of the mesostyle is so faint that it is visible only at the exterior side of the tooth (fig. 90a). The top of the protoconule is situated very close to that of the protocone. The metaconule cannot be distinguished in the sharp crest between the proto- and the hypocone. The extent of the

cingulum is similar to that in m^1 . The m^3 (Bst. 5024) is moderately worn, so that neither hypocone nor proto- and metaconule can be distinctly observed as such, all being united with the protocone to one long wearing-facet (fig. 91). The mesostyle is single; only a dividing-line between the two wearing-facets indicates its double nature. The metastyle is absent. The tooth has a rather great transverse and a short ant.-posterior extent, as in Soricinae. There is no trace of a cingulum.

The two lower molars are a moderately worn right (Cod. 2135), and an unworn left m_2 (Cod. 2083). The latter (fig. 92) is damaged at the top of the endoconid. Just as in the upper molars, their pattern distinctly differs from that of Water-moles. The anterior horn of the hypoconid does not ascend the metaconid, but ends at the base of this cusp, which has a concave posterior side. In *Talpa* this side is flat, in Water-moles it is furnished with the elongation of the horn in question. The anterior lobe of the tooth is narrow, whereas the distance between the meta- and the endoconid is great (fig. 92). The cingulum is absent at the base of the outer cusps, but distinct between them. It is strong along the anterior side of the tooth and round the paraconid, and ends at the base of the metaconid. In the left specimen it does not extend quite so far backward at the inner side.

The greatest resemblance with the teeth from Branssat I found in recent *Urotrichus talpoides* of Japon. namely, in the size ¹⁾, the degree of development of the styles, and the singleness of the mesostyle, whereby the crescents of the para- and the metacone form a W, and not two separate V's, as in Water-moles. The presence of a weak protoconule in m^1 points in the direction of the latter, where, however, this cusplet is much stronger and also present on m^3 . In *Urotrichus* it is absent on m^1 and on m^3 ; in *Talpa* it is occasionally obsolete, but more frequently well developed on m^1 (MILLER, 1912), absent on the other molars.

As regards the size, the unworn m_2 from Branssat is 1.7 mm long, the other 1.65. Where in *Urotrichus* the length of this tooth is 2.0–2.05 mm, the ratio is about 4 : 5. According to DOBSON the size of *Urotrichus* (head + body 8 cm) agrees with the largest specimens among common shrews, the size of the fossil animal thus will have been that of the smallest among common shrews.

It struck me that there is the same ratio in length between the lower molars (m_1 – m_3) of VIRET's *Talpa* cfr. *brachycheir* v. Mey from Branssat and those of *Urotrichus*, viz. length 5.5 in the latter and 4.2–4.5 mm ²⁾ in the former. To my request for information, Mr VIRET replied by generously sending me valuable material, viz. besides the two lower jaws with p_4 – m_2 and m_1 – m_3 figured (VIRET, 1929, Pl. XXVIII, figs. 10 and 11), a maxillar

¹⁾ In *Urotrichus* the milk-dentition is in function during some time together with all three molars; so it is easily to be mistaken for the permanent dentition, as it has been done by DOBSON in his classic Monograph of the Insectivora.

²⁾ Of quite the same length are also m_1 – m_3 in the mandibular ramus termed by Inge Seemann (1938, p. 19) "unbestimmter Talpidenrest". Here p_3 and p_2 have only one root, just as in *Urotrichus*. In the species from Branssat they appear to be two-rooted.

fragment with p^4 - m^2 (much worn), an m^2 (moderately worn), a mandibular fragment with m_1 and a humerus, damaged at the proximal end.

The teeth revealed their identity with those of the Basle collection, although some details of the latter cannot be observed because nearly all the teeth are much worn off. Moreover, the anterior root of p^4 has been broken off with a portion of the crown. Also the interior heel and the posterior side of the main cusp with the secondary cusplet have been lost by the intensive wear. The elongated narrow posterior lobe of m_3 much resembles that in *Talpa*. The anterior lobe of m_1 is less short than that of m_2 and of m_3 , so that the three inner cusps of m_1 are separated from each other by two equal valleys. The single m_1 , hardly worn, in the small jaw fragment is a strong specimen of a darker brown colour than the other remains from Branssat.

The ascending ramus of the lower jaw with its coronoid process hooked at the top (fig. 93) (both other processes are unknown) much resembles *Urotrichus*, and still more *Scaptonyx jaegeri* Seemann (fig. 12), although the condyle lies higher in the latter, which, moreover, is of greater size.

In one of the jaw fragments, the fore-end of which is broken off, five alveoles are preserved anterior to p_4 (fig. 94, and VIRET, text fig. 5). They stand rather vertical, and resemble those in *Talpa* and in *Scaptonyx* (SEEMANN 1938, fig. 15). If VIRET's interpretation of these alveoles of which only the inner wall has been preserved, is right, p_3 is stronger than p_2 , and both are two-rooted. The roots of p_2 stand very near together, and may be fused; the fifth alveole is then of p_1 . In *Urotrichus* the three one-rooted unicuspid between p_3 and the single large unicuspid stand much inclined forward.

The measurements of the isolated upper teeth in the Basle Collection are:

Length of p^4	1.35;	m^1 2.1;	m^2 1.55;	m^3 1.55	(See also Tbl. I)
Width	1.05	1.5	1.85	1.6	

In the VIRET collection:

Length	m^1 1.7	m^2 1.55
Width	1.3	1.8

Lower teeth in the VIRET collection:

Length of p_4	1.0;	m_1 1.5;	m_2 1.65;	m_3 1.25
Width	p_4 0.6;	m_1 ant. 0.95, post. 1.05;	m_2 ant. 1.05, post. 1.0;	m_3 [ant. 0.8; post. 0.5.

Length of alveoles p_2 - m_3 is 6.3 mm.

The tooth in the small mandibular fragment I consider to be an m_1 . The tooth is hardly worn, and of greater size than the others, the length being 1.85, the width ant. 1.1, post. 1.25 mm.

On the humerus referred by VIRET to the same species I measured a length of 9.3 and a distal width of 4.9 mm; width and ant.-post. diam. of the shaft 1.9 and 1.5 mm. In *Urotrichus* these numbers are respectively: 9.7 and 5.0; 1.75 and 1.45 mm. Thus the fossil bone is slightly more Talpine, as it is also relatively somewhat shorter and the shaft a trifle flatter. Moreover, the deep fossa into which the epicondylar foramen opens is less expanded.

POMEL (1848) gives some details of the humerus and of the lower jaw of his *Mygale arvernensis* et *nayadum* from Chauffours, which justify the as-

sumption that this species may be identical with the small Talpide from Branssat. "*M. nayadum* Pom. (*M. arvernensis* Pom.) Espèce plus petite que le *M. pyrenaica*, dont l'humérus est moins cylindrique, comprimé d'avant en arrière; la crête deltoïdienne tout à fait marginale interne, la tubérosité de ce côté étant à peine marquée; l'apophyse angulaire de la mandibule est très développée; la coronoïde est recourbée en crochet. C'est probablement un sous-genre distinct".

My assumption of identity changed to certainty when I found in the material of the Musée Nat. d'Hist. Naturelle, Paris, a tube with a small humerus quite identical with that from Branssat in the Lyons Museum. Inside the tube were two labels. On one was written in ink: "*Mygale arvernensis*"; on the other a number in ink and, in pencil: (Mr BRAVARD). Probably this bone is one out of the collection of POMEL presented to BRAVARD. At all events this humerus is identical with that of *Talpa* cfr. *brachychir* v. Mey. of VIRET, the specific name of which must thus be changed to *arvernensis* Pomel. It differs, moreover, from the upper-arm bone of Water-moles by the extreme faintness of the pectoral crest, which is prominent in the latter, and especially so in *Mygalea antiqua*.

Certainly the generic name of *Talpa*, or of *Mygalea*, can no longer be used here, as POMEL has already suggested. The combination of characters of both genera in teeth and humerus may be best expressed in the generic name of *Mygatalpa* gen. nov.

Mygale minuta Lartet

Text fig. 96

1851 *Mygale minuta*, LARTET.

1891 *Mygale minuta*. FILHOL, p. 26.

The mandibular ramus without teeth from Sansan, referred by LARTET to *Mygale minuta*, contains all the alveoles with the exception of the foremost. It struck me that this jaw can have had no more than two molars. At my request, Dr VIRET, of Lyons, kindly sent me for comparison a mandible of *Plesiodymylus*, from La Grive St.-Alban. The two specimens appeared to be identical. The size and the form are the same. Just beneath the middle of the anterior molar lies a distinct mental foramen. In the specimen from Sansan, the partition between the alveoles of p_4 has got lost, so that now there is to be seen only one wide pit. Anterior to this, four small alveoles are present, of p_3 , p_2 , c and the posterior incisor. Through the alveole of the last the anterior point of the jaw has been broken off. There is not the slightest doubt that this mandibular ramus from Sansan in the collection LARTET, of the Museum at Paris, belongs to *Plesiodymylus chantrei* Gaillard (1899), *race grivensis* Depéret.

The other mandibular fragment from Sansan, also referred to *M. minuta* by LARTET, is much smaller. It contains only the two moderately worn foremost molars and the alveoles of m_3 .

The molars are of Soricine character. The anterior crest of the hypoconid ends against the middle of the posterior horn of the protoconid. I saw that the molars quite agree in size and form with *Sorex pusillus* v. Mey., *race grivensis* Depéret, a shrew somewhat smaller than *S. araneus*. The length of m_1 is 1.15, that of m_2 1.1 mm. The difference in size of these molars

is thus much less than in *S. araneus* (m_1 1.5; m_2 1.15 mm) and approaches rather the ratio in *S. minutus* (m_1 1.15; m_2 0.9 mm) and in *Neomys fodiens* (m_1 1.7; m_2 1.5 mm).

Also the left humeral fragments (fig. 96) appeared to belong to *S. pusillus* v. Mey. (GAILLARD 1899, fig. 12) with which I was able to compare it. Respecting this bone GAILLARD wrote: "L'humérus est identique avec celui de *Crocidura* (*Sorex*) *aranea*". However, the measurements bring out that especially the distal extremity is much broader in relation to the shaft, and the bone is slightly larger. Moreover, the head is conspicuously narrow, and the bone is not straight as in recent shrews, but bent backwards. Although in *Neomys fodiens* the head is not by far so narrow and the extremities not so extended, it is this species among our recent shrews which approaches again the fossil bone more than does *Sorex araneus* (cfr. Table below). Also in the upper dentition GAILLARD saw some affinity to the Water-shrew, although the dental formula of the Miocene species is that of *Sorex*.



Fig. 96.
"Mygale minuta"
(*Sorex pusillus*), two
halves of humerus sin.,
post.; 5x.

Humerus	length	prox. width		dist. width	
		abs.	rel.	abs.	rel.
<i>Sorex pusillus</i> , Sansan . . .	± 7.8	2.5	3.08	3.7	2.11
<i>Neomys fodiens</i> (aver.) . . .	9.0	2.7	3.33	3.7	2.43
<i>Sorex araneus</i> (aver.) . . .	7.3	2.1	3.48	2.6	2.88
<i>Sorex minutus</i> (aver.) . . .	5.7	1.25	4.48	1.85	3.03
<i>Crocidura russula</i> (aver.) . . .	8.7	2.35	3.70	2.7	3.22

The greatly damaged portion of a scapula also referred to *Mygale minuta*, belongs neither to the Water-moles nor to the Shrews. It is possible that it is that of *Plesiodimylus*.

In this way the remains referred to *Mygale minuta* by LARTET must be brought partly to *Sorex pusillus* v. Mey. and partly to *Plesiodimylus*. Thus the name of *Mygale minuta* must be dropped.

Mygale sansaniensis Lartet

Text fig. 97

1851 *Mygale sansaniensis* pr. p., LARTET, p. 18.

1891 *Mygale sansaniensis*, FILHOL, p. 25, Pl. I, figs. 20, 21.

The type specimen (fig. 97) is the complete anterior half of a right lower jaw with p_1 - p_4 and the alveoles of the teeth anterior to them. Before the canine there must have been three incisors of almost equal strength, although the third seems to have been slightly smaller than the others. The length of p_1 - p_4 is 3.8 mm (in *Myg. antiqua* and in *Gal. pyrenaicus* it is 4.75). p_4 has two roots and is much larger than the other premolars, which are one-rooted just like the canine. Beneath the middle of p_4 lies a foramen mentale, and another between p_1 and p_2 . The teeth are moderately worn. The posterior cusplet of p_4 is strong, and separated from the main cusp by a wide valley. At the outer side the cingulum is only perceptible as a faint trace at p_2 and p_3 . These teeth are furnished with a small posterior cusplet. The

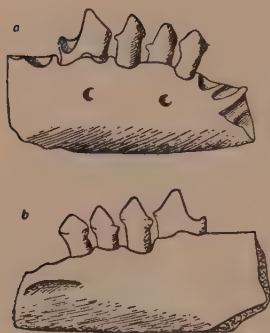


Fig. 97. "*Mygale sansaniensis*", front portion of right mandible with p_1 - p_4 , a. ext.; b. int.; $5\times$.

outline of p_1 is somewhat different from that of the other premolars, as this cusplet is absent and the posterior slope of the main cusp is no longer than the anterior.

Length and width of p_4 are 1.35 and 0.85 mm.

p_3	0.9	0.55
p_2	0.75	0.5
p_1	0.8	0.5

Thus p_2 is the smallest premolar; this feature is never met with in Water-moles.

FILHOL mentions the conical form of these teeth; they are, however, convex only at the outer side, but flat at the inner.

Although the number of the roots, the size of the teeth and the height of the ramus fairly agree with those of *Proscapanus sansaniensis*, the form of the crowns is another. Form and size of the teeth recall those of the "unbestimmter Talpidenrest" from the Upper Miocene of Viehhausen (SEEMANN 1938, fig. 11). Also the remark made by that author to the effect that the ramus is rather "breit" in relation to the teeth applies to the specimen from Sansan, since the height (ext.) of the ramus at p_3 is 2.5 mm, against 2.7 in *M. antiqua* and in *Gal. pyrenaicus*, in which animals, as we saw, the length of the teeth is much greater. However, in the species from Sansan the heel of p_4 seems to be somewhat larger.

At all events the species has an unreduced dentition, and certainly belongs to the Talpidae. In my opinion the Water-moles cannot come into consideration, because, already in *Myg. antiqua*, p_4 and p_2 have two roots each, and p_2 is much larger than p_1 . The downward curve of the lower border of the ramus beneath p_1 - p_3 , typical of the Water-moles, does not occur in this Talpide of Sansan; the incisivi were not enlarged.

Mygale germanica Seemann

- 1902 *Erinaceus sansaniensis* Lartet, SCHLOSSER, p. 135, Anm. Mand. fragm. with m_1 , Günzburg.
 1928 Cfr. *Erinaceus sansaniensis* Lartet, STROMER, p. 8, Pl. I, fig. 7. Mand. fragments with m_1 and alveoles of p_4 , m_2 , m_3 ; Aumeister.
 1928 Cfr. *Ptilocercus Lowi* Gray, STROMER, p. 14, Pl. I, fig. 1. Isolated m_1 dext.; Grosslappen.
 1938 *Mygale germanica*, Inge SEEMANN, p. 27, Pl. I, fig. 3, text figs. 19-25. Max. and mand. fragsms. with nearly complete dentition; Viehhausen.

The recent record by Miss Inge SEEMANN, Würzburg, of a new Water-mole, *Mygale germanica*, in the Upper-Miocene fauna of Viehhausen, near Regensburg, highly attracted my attention, and so the author greatly obliged me by sending me for examination all her material of this species. It appeared at once that we have not to do here with a Talpid, but with an Erinaceid. Miss SEEMANN was able to verify that the lower mandibular fragments with m_1 and the alveoles of p_4 , m_2 and m_3 , from Aumeister, termed

by STROMER (1928) provisionally "cfr. *Erinaceus sansaniensis* Lartet", are identical with the specimens from Viehhausen, and that this holds good also for the mandibular fragment with m_1 , recorded from Günzburg by SCHLOSSER.

It struck me that the first molar in the upper dentition from Viehhausen has quite the same length and width as that found isolated in Grosslappen, and which, with great reserve, is indicated by STROMER as "cfr. *Psilocercus Lowi* Gray". His accurate figures and description (the author already presumed the back of the tooth to have been mistaken for the front) allowed of establishing the identity with m^1 from Viehhausen. Professor STROMER's attention being drawn to this fact, he concluded (in litt.) that this Erinaceid had then so great an affinity with *Meterix latidens* Hall (1929) from the Pliocene of Nebraska, that it had to be named *Meterix germanica* Seemann.

Upper-arm Bones, etc. from Polgardi

Text-figures 98, 99, 100. Pl. XI, figs. 8, 26.

Dr KORMOS gathered in the Pontian of Polgardi, two upper-arm bones of different size and, according to the labels, referred them to *Galemys hungaricus* and *Gal. spec.* respectively. Unfortunately, they are both badly damaged, but the shafts show that they cannot be referred to the true Water-moles, because the attachment of the great dorsal is not flat and oval, but is a simple crest, as in the Moles, beginning at some distance from the minor tuberosity and ending rather near to the entepicondylar foramen, just as in *Talpa*. Thus, a broad flat region exists between the great dorsal and the pectoral crest. The bones are somewhat shorter and broader than those of the true Water-moles of the same size. As the humerus of the Miocene *Mygalea antiqua* shows already the typical form peculiar to Water-moles it is highly improbable that both humeri from Polgardi belong to this group.

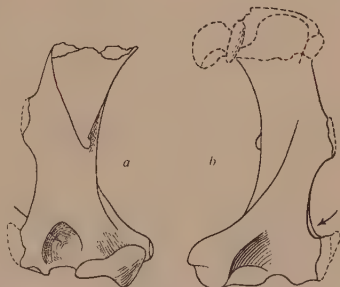


Fig. 98. Af. *Scaptonyx? dolichochir* Gaillard, humerus sin. a. ant., b. post.; 5×.

In the small specimen (fig. 98, Ung. Geol. Anst., Bud. Ob/5070 G) the circumference of the somewhat flattened shaft is about the same (width 1.45 and thickness 1.3 mm) as in *Mygalinia hungarica*, but the length is much less, viz. 6.5 mm from the valley between the tuberosities at the anterior side to the base of the trochlea, against 9.1 in the other species. When complete the length must have been about 7.5 mm and the width of the distal end slightly more than 3.5 mm. At the distal end of the pectoral crest a protuberance projects outwards, so that it is observable as a minute deltoid tuberosity also in the hind view (fig. 98b). The fossa olecrani is deeper than in Water-moles, the vestibulum of the epicondylar foramen at the anterior side is as deep and wide. As far as preserved this bone is quite similar to the humerus of recent *Urotrichus talpoides* Temm. of Japan, with which I was able to compare

it, but it is smaller, the sizes being in the proportions of 4 to 5. The form and also the size of the fossil bone well agree with "*Scaptonyx? dolichochoir* Gaillard", a species based on a humerus only, gathered in Upper Vindobonian deposits at la Grive St. Alban (Isère). GAILLARD (1899, p. 31, fig. 20) wrote about this bone: "Nous ne connaissons pas de forme fossile voisine de *Scaptonyx? dolichochoir*. Pour ne pas multiplier les noms, nous plaçons provisoirement et avec réserves cette nouvelle espèce sous le nom générique de *Scaptonyx*, bien que la disposition beaucoup moins fousseuse de son humérus la rapproche plus que cette dernière des formes intermédiaires entre les Taupes et les Musaraignes, telles que *Urotrichus talpoides* ou *Uropsilus soricipes*. Elle doit probablement occuper dans la classification systématique une place entre les genres *Scaptonyx* et *Urotrichus*". The lack of the proximal epiphyse of the Hungarian bone prevents an incontestable reference, but we can safely indicate it as "aff. *Scaptonyx? dolichochoir* Gaillard".

Whether the large humeral shaft (fig. 99a) from the same locality (Ung. Geol. Anst. Bud. Ob/5074A) belongs to the teeth referred to *Desmana pontica* I doubt. The size fairly well agrees, but the attachment of the great dorsal muscle has not the typical flat oval form of that in Watermoles, but is a well-defined apophyse like that in most Talpidae.

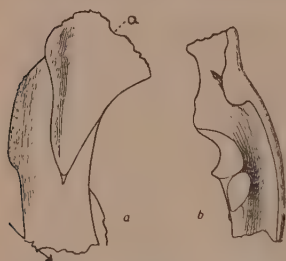


Fig. 99. Talpide indet., a. humerus sin., ant. (a = valley between the tuberosities); b. ulna sin.; ext.; $2\frac{1}{2}\times$.

Compared with the bone of *D. nehringi* it appears that the greatest length measurement which could be taken, viz. from the valley (a) between the tuberosities at the anterior side to the entepicondylar foramen there is 11.2 mm; in *D. nehringi* this distance is about 12 mm. On the contrary, the circumference of the shaft is more, viz. width 3.2 and thickness 2.8 mm, against 3.1 and 2.6 mm in the

strongest specimen of *D. nehringi*. The total length of this humerus from Polgardi must have been ± 16.5 mm and, agreeing with the humerus of *Proscapanus sansaniensis* Lartet (GAILLARD, p. 25, fig. 16), but the Hungarian bone is not by far so broad, less Talpide. The humerus probably will have been as little "fousseux" as that of *Urotrichus*. The body of this Desmanine will have been the size of the common Mole, whereas the small humerus from Polgardi will have belonged to an animal as large as the common Shrew.

Possibly the small mandibular fragment (KORMOS 1913, échantillon No. 4), referred to *Galemys hungaricus*, with m_1 (fig. 100) from Polgardi belongs to the same species as the large humeral shaft. The size of the tooth (length 2.1, width 1.25 mm) agrees with that in *Talpa europaea* and so does the height of the mandible (2.3 mm) interior, at the middle of m_1 . However, the rather low molar with a strong cingulum along three sides, shows closer affinity with the Soricidae than with the Talpidae.

The upper half of a right ulna (fig. 99b) from Polgardi, damaged along the top, undoubtedly belongs to the large humeral shaft. It shows similar characters, viz. the size is about that of *D. nehringi*, but the bone is more



Fig. 100. "*Galemys hungaricus*", m_1 dext., ext.-above; $5\times$.

clumsy. The shaft, so far as preserved, is strongly concave at both sides, whereas in the Water-moles the inner side is weakly concave only along the sigmoid fossa. The latter is somewhat higher and deeper, the anconeal projection more prominent in accordance with the greater depth of the fossa olecrani of the humerus. The radius facet is smaller, the olecranon less high and not so much expanded. The ant.-post. diameter of the shaft as well as of the olecranon, is greater, also the width of the shaft is greater, viz. 2.0 mm against 1.8 mm in *D. nehringi*.

Also the distal halves of two tibiae-fibulae Ob/5074C (Pl. XI, fig. 26) and D are somewhat different from those of the true Water-moles. They too have about the size of the bone in *D. nehringi*, but are more massive, which is especially apparent at the cross-section of the coössified shaft. Whereas in the Water-moles the shaft is hollow by the presence of a wide canal with a slight constriction in the middle indicating its double-nature, in the bones from Polgardi the shaft is massive and pierced only by two narrow canals. Undoubtedly the bones belong to the humerus and the ulna of fig. 99.

When these bones really might belong to the teeth for which the name of *D. pontica* has been erected in the present paper, it is clear that then the generic name must be changed into a new one. As, however, Dr KORMOS wrote me, that in Polgardi together with Desmaninae also true Talpinae occur, it is probable that the bones in question belong to that group.

ADDENDUM

The present paper was in press when I received from the Rijks Geologische Stichting, Haarlem, another fossil specimen of *Desmana*. It has been found in Lower-Cromerian (Icenian) layers at a depth of 113.80–115.10 m in boring 16, Dordrecht (1935). It is the distal end of a tibia-fibula which quite agrees in size with that of *Desmana nehringi*, just as do the femur-fragments from Tegelen. Whether the form of the bone is different from that of *D. nehringi* in a similar degree as is the case with the femur, cannot be made out at the small, somewhat corroded fragment present. Width and ant.-post. diameter of the distal end are 5.2 and 2.7 mm, min. ant.-post. diam. of the shaft is 1.7 mm.

RESULTS

Two new generic names had to be established, namely *Mygalea* and *Mygalinia*.

Of the fossil species of Watermoles mentioned in literature the following may be considered as well-founded: *Mygalea antiqua* (Pomel) (French Upper-Miocene), *Mygalinia hungarica* (Kormos) (Hungarian Pontian), *Desmana nehringi* Kormos (Hungarian and German Lower-Cromerian), *Desmana thermalis*

Kormos (Middle-Cromerian of Transsylvania), and the two subspecies *D. moschata mosbachensis* (Schmidtgen) (German Upper-Praerissian) and *D. moschata hungarica* Kormos (Hungarian and German Magdalenian).

Galemys semseyi Kormos (Middle-Cromerian of Transsylvania) is doubtful as regards the generic name.

The establishment of the following new species and subspecies appeared to be necessary: *Desmana pontica* (Hungarian Pontian), *Desmana kormosi* (Hungarian and German Lower-Cromerian), *Desmana thermalis tegelensis* (Dutch Lower-Cromerian), *Desmana moschata magna* Owen (English Upper-Cromerian) and *Desmana moschata moravica* (Upper-Cromerian of Stránská Skála).

Erroneously referred to *My(o)gale* (Watermoles) are the following species: *M. nayadum* et *arvernensis* Pomel, *M. sansaniensis* Lartet, *M. minuta* Lartet and *M. germanica* Seemann.

Of the Dutch remains the two incomplete femora¹⁾ from Tegelen belong to a smaller form than those out of the synchronic layers in the Wassenaar boring and out of the geologically younger deposits in that of Bergambacht. The specimens from Tegelen cannot be referred to any fossil species known.

Whereas Tertiary remains are met with in two localities only, viz. Sansan (Southern France) and Polgardi (Hungary), Watermoles appear to have been common inhabitants of Middle and Western Europe during the whole Pleistocene.

None of the fossil Watermoles equal recent *Galemys* in height and sharpness of the dentition. Largest and probably most omnivorous of all is the strong Desman of the Magdalenian.

LITERATURE

- BERNSEN, J. J. A., 1927. The Geology of the Teglian Clay and its fossil remains of *Rhinoceros*. 108 pp., 12 Pls. (Diss.) Amsterdam.
- , 1930-1934. Eine Revision der fossilen Säugetierfauna von Tegelen. Maandbl. Nat. Hist. Genootschap voor Limburg, Jaarg. 19-23, 11 Pls. Maastricht.
- BLAINVILLE, H. M. DUCROTAY DE, 1839-1864. Ostéographie des Mammifères, Insectivores.
- CHARLEMAGNE, N., 1930. Über die Verbreitung des Desmans (*Desmana moschata* L.) im Flussgebiete des Dnjepr im Konnex mit der geologischen Vorzeit. - Trav. Mus. zool. 10, in Mém. Classe Sci. nat. et techn. 5, Ac. Sci. de l'Ukraine. Kieff.

¹⁾ See Addendum, p. 329.

- CHARLEMAGNE, N., 1936. Der Desman oder Wychuchol (*Desmana moschata* L.) in der Ukr. SSR. — Trav. Mus. zool. **17** de l'Inst. Zool. et Biol. XII, Ac. Sci. de l'Ukraine, pp. 40–52, 2 figs. Kieff.
- DAWKINS, W. BOYD, 1869. On the Distribution of the British Postglacial Mammals. — Quart. Journ. Geol. Soc. **25**, pp. 192–217. London.
- , 1872. The Classification of the Pleistocene Strata of Britain and the Continent. — Ibidem **28**, pp. 410–446.
- DOBSON, G. E., 1883. A Monograph of the Insectivora, systematic and anatomical. II. London.
- DUBOIS, EUG., 1905. L'âge de l'argile de Tégelen et les espèces de Cervidés qu'elle contient. — Arch. Mus. Teyler, série II, **9**, pp. 605–615, 1 Pl. Haarlem.
- , 1906. La pluralité des périodes glaciaires dans les dépôts pleistocènes et pliocènes des Pays-Bas. — Ibid. **10**, pp. 163–179, 1 Pl.
- ÉHİK, J., 1915. Neuere Daten zum Vorkommen der Bisamspitzmaus in Ungarn. — Barlangkutató **3**, p. 113. Budapest.
- FILHOL, H., 1891. Étude sur les Mammifères fossiles de Sansan. — Ann. Sc. géol. **21**, 319 pp., 46 Pls. Paris.
- GAILLARD, CLAUDE, 1899. Mammifères Miocènes de la Grive-Saint-Alban (Isère). — Arch. Mus. d'Hist. Nat., Lyon, **7**.
- , 1929. Nouveaux Mammifères dans les dépôts miocènes de la Grive-Saint-Alban (Isère). — Bull. Soc. Nat. et Arch. de l'Ain. 17 pp., 7 figs. Bourg.
- GERVAIS, PAUL, 1859. Zoologie et Paléontologie françaises. Paris.
- GREGORY, WILLIAM K., 1910. The Orders of Mammals. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist. **27**, p. 263, etc.
- GRIPP, KARL, 1937. Die geologische Untersuchung des Rentierjäger-Fundplatzes Meiendorf, in Das altsteinzeitliche Rentierjägerlager Meiendorf. Neumünster (Holstein).
- HALL, E. RAYMOND, 1929. A second new genus of Hedgehog from the Pliocene of Nevada. — Gal. Publ. Geol. Sc. **18**, pp. 227–231, 6 figs. Berkeley.
- HELLER, FLORIAN, 1936. Eine oberpliocäne Wirbeltierfauna aus Rheinhessen. N. Jahrb. f. Min., etc. Beil. Bd. **76**, Abt. B., pp. 99–160, 5 Pls., 3 Tab., 4 textfigs.
- HINTON, A. C., 1926. Monograph of Voles and Lemmings (Microtinae) living and extinct I. London (Brit. Mus.).
- , 1929. A Desman from Portugal. — Nat. Hist. Mag. **2**, pp. 49–50, 1 fig. London. (Brit. Mus.).
- KNIES, J., 1925. Prehled moravského paleolithu. — Niederl. Sborník **4**. (with French summary).
- KORMOS, T., 1911. Der Pliozäne Knochenfund bei Polgardi. (Vorläufiger Bericht) — Földtani közlöny **41**, pp. 171–189, 9 figs. Budapest.
- , 1913. Trois nouvelles espèces fossiles des Desmans en Hongrie. — Ann. Mus. Nat. Hung. **11**, pp. 136–146, 2 Pls. Budapest.
- , 1914. Die südrussische Bisamspitzmaus (*Desmana moschata* Pall.) im Pleistozän Ungarns. — Barlangkutató **2**, pp. 206–211, with 4 figs. Budapest.
- , 1916. Die Felsnische Pilisszántó. — Mitt. Jahrb. Ung. Geol. Anst., Bud. **13**, pp. 333–476, 4 Pls., 55 figs. Budapest.
- , 1930. *Desmana thermalis* n. sp., eine neue präglaziale Bisamspitzmaus aus Ungarn. — Ann. Mus. Nat. Hung. **27**, pp. 1–19. Budapest.

- KORMOS, T., 1933. Zur Altersfrage der Fauna des Lateiner Berges (Stránská skála) bei Brünn. — Verh. Naturf. Ver. in Brünn **64**, pp. 151–160, 1 fig.
- , 1938. Zur näheren Kenntnis der oberpliocänen Bisamspitzmäuse Südungarns. — Festschr. Embrik Strand **4**, pp. 163–180, 5 figs. Riga.
- KRASSAWZEFF, BORIS A., 1934. Über die Verbreitungs-Areale des Seefrosches (*Rana rid. ridibunda* Pallas) und der russischen Bisamspitzmaus (*Desmana moschata* L.). — Arch. f. Hydrobiol. **26**, pp. 308–317. Stuttgart.
- KRAUSE, WALTER, 1937. Die eiszeitliche Knochenfunde von Meiendorf. In "Das altsteinzeitliche Rentierjägerlager Meiendorf", p. 54, 1 fig. Neumünster, Holstein.
- KUNST, C. E., 1937. Die Niederländischen Pleistozänen Hirsche. — 126 pp. 4 Pls., 28 figs. (Diss.) Leiden.
- LARTET, E., 1851. Notice sur la colline de Sansan. Paris.
- , 1864. Note de M. Ed. Lartet, présentée par M. Milne Edwards. C. R. Ac. Sc. **58**, p. 1201. Paris.
- MATTHEW, W. D., 1901. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist. **I**, p. 374.
- , and R. A. STIRTON, 1930. Osteology and affinities of *Borophagus*. — Univ. Calif. Publ. Bull. Geol. Sci. **19**, pp. 171–216, 14 Pls., 2 text-figs. Berkeley.
- MESTRE, LÉON, 1935. La place stratigraphique de Sansan et de Simorre. — Bull. Soc. d'Hist. Nat. Toulouse **67**, pp. 359–366.
- NEHRING, A., 1890. Tundren und Steppen der Jetzt- und Vorzeit. Berlin.
- NEWTON, E. T., 1882. The Vertebrata of the Forest-Bed Series of Norfolk and Suffolk. — Mem. Geol. Survey, pp. 98–102, Pl. XVI. London.
- , 1913. On the Remains of *Ursus etruscus* from the Pliocene deposits of Tegelen-sur-Meuse. — Verh. Geol. Mijnb. Gen. Ned. en Kol., Geol. Serie I, pp. 249–254, 1 Pl. The Hague.
- OSBORN, H. F., 1907. Evolution of Mammalian Molar Teeth. New-York.
- OWEN, R., 1846. A History of British fossil Mammals and Birds. London.
- PICTET, F. J., 1853–1857. Traité de Paléontologie I, p. 178, Pl. I, fig. 13.
- POMEL, A., 1844. Description géologique et paléontologique des collines de la Tour de Boulade et du Puy de Teiller (Puy de Dôme). — Bull. Soc. Géol. France, p. 592 (Séance 17 Juin 1841), Paris.
- , 1848. Étude sur les Carnassiers insectivores. — Bibl. Genève, Arch. Sc. phys. et nat. **9**, pp. 159–167. Genève.
- , 1853. Cat. méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et de l'Allier. — Paris.
- PUISSÉGUR, C., 1935. Recherches sur le Desman des Pyrénées. — Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse **67**, pp. 163–227, 2 Pls., 104 text-figs., 2 cartes. Toulouse.
- RAVEN, TH., 1935. Neue Funde quartärer Säugetiere in den Niederlanden. — Proc. Kon. Ak. Wetensch. **38**, pp. 290–296, 2 figs. Amsterdam.
- REID, CL. and EL., 1915. The Pliocene Floras of the Dutch-Prussian Border. — Mededeelingen Rijksopsporing van Delfstoffen **6**.
- RICHARZ, S., 1921. Neue Wirbeltierfunde in den Tone von Tegelen bei Venlo. — Centralblatt f. Min. Geol., etc. 1921, pp. 664–669.
- SANDBERGER, F., 1880. Ein Beitrag zur Kenntnis der unterpleistocänen Schichten Englands. — Palaontographica, N. F. **7**, pp. 86–87. Cassel.
- SCHLAIKJER, E. M., 1935. New Vertebrates and the Stratigraphy of the Oligocene and early Miocene of the Goshen Hole Area, Wyoming. — Bull. Mus. Comp. Zool., Cambridge, Mass. U.S.A. **74**.

- SCHLOSSER, M., 1888. Die Affen, Lemuren, Chir., Insect., etc. des europäischen Tertiärs. Teil I.
- SCHMIDTGEN, O., 1925. *Myogale moschata* Pall. aus dem Mosbacher Sand. – Notizbl. Ver. f. Erdk. u. d. Hess. Geol. Landesanst., Darmstadt **5**, pp. 132–140, 1 fig.
- SCHREUDER, A., 1929. *Conodontes* (*Trogontherium*) and *Castor* from the Teglian Clay compared with the Castoridae from other localities. – Arch. Musée Teyler, série III, **6**, p. 99–318, 16 Pls., 16 figs. Haarlem.
- , 1931. *Conodontes*, *Trogontherium* and the other Castoridae – Pal. Zeitschr **13**, pp. 148–176, 6 figs. Berlin.
- , 1935. A Note on the Carnivora of the Tegelen Clay, with some Remarks on the Grisoninae. – Arch. Néerl. de Zool. **2**, pp. 73–94, 1 Pl., 3 figs. Leiden.
- , 1936a. Het groote varken uit de Klei van Tegelen. – De Levende Natuur **40**, pp. 205–211, 1 fig. Amsterdam.
- , 1936b. *Hypolagus* from the Tegelen Clay; with a note on recent *Nesolagus*. – Arch. Néerl. de Zool. **2**, pp. 225–239, 1 Pl., 7 figs. Leiden.
- , 1936c. Fossil Voles and a *Lemmus* out of well-borings in the Netherlands. – Verh. K. Ak. Wet., Nat. **35**, No. 3, 24 pp., 11 figs. Amsterdam.
- , 1939. Overblijfselen van de Watermol (*Desmana*) in Nederland. – Geologie en Mijnbouw N. S. **1**, pp. 171–175, 8 figs. Den Haag.
- SCOTT W. B. and G. L. JEPSEN, 1936. The mammalian fauna of the White River Oligocene I. Insect. and Carn. – Trans. Am. Phil. Soc., N. S. **28**. Philadelphia.
- SEEMAN, INGE, 1938. Die Insektenfresser, Fledermäuse und Nager aus der obermiozänen Braunkohle von Viehhausen bei Regensburg. – Palaeontographica **89A**, Stuttgart.
- SELEZNJOW, M. G., 1936. Die Verbreitung der Bisamratte (*Desmana moschata* L.) in der Ukraine und Materialien zu deren Biologie. – Trav. Mus. zool. **17** de l'Inst. Zool. et Biol. XII, Ac. Sci. de l'Ukraine, pp. 25–38, 2 figs. Kieff.
- STEHLÍK, A., 1934. Die fossilen Säugetiere von Stránská skála bei Brno. – Act. soc. sc. nat. morav. **9**, pp. 1–94, 6 Pls., 6 figs. Brno.
- STROMER, ERNST, 1928. Wirbeltiere im obermiozänen Flinz Münchens. – Abh. Bayr. Ak. Wiss. **32**, pp. 1–71, 3 Pls., 3 figs. München.
- VIRET, J., 1929. Les Faunes de Mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne Bourbonnaise. – Ann. Univ. Lyon, N. Série, Sciences, Fasc. **47**, 328 pp., 31 Pls., 32 text figs. Lyon, Paris.
- , 1938. Étude sur quelques Frinacéidés fossiles spécialement sur le genre *Palaerhinaceus*. – Trav. Lab. Géol. Lyon, fasc. **34**, mém. 28, 32 pp., 1 Pl., 12 figs. Lyon.
- WEBER, MAX, 1927. Die Säugetiere. – Fischer, Jena.
- WOLDRICH, J. N., 1887. Diluviale Europäisch-Nordasiatische Säugethierfauna, etc. – Mém. Ac. Sc. St. Pétersbourg, Série 7, tome 35, No. **10**.
- WOODWARD, M. F., 1896. Contributions to the study of Mammalian Dentition II. On the teeth of certain Insectivora. Proc. Zool. Soc. London, pp. 557–594, 4 Pls.
- ZITTEL, K. A. VON, 1923. Grundzüge der Paläontologie II. München und Berlin.

ALCYONARIA UND GORGONARIA VON MAURITIUS

VON

G. STIASNY.

(mit 3 Tafeln und 5 Textfiguren)

Dank der freundlichen Vermittlung von Professor H. J. LAM, Hoogleeraar-Direkteur v. h. Rijksherbarium, Leiden, erhielt ich von Dr R. VAUGHAN, Royal College, Curepipe und Curator am Mauritius-Museum, Port Louis, eine Sammlung Octocorallia von Mauritius zur Bearbeitung. Die vorliegende Mitteilung ist ein Bericht über die Untersuchungsergebnisse. Die Sammlung ist nicht umfangreich, sie umfasst ca 20 Exemplare, nur Trockenmaterial, mit lebhaften, frischen Farben in gutem Erhaltungszustande. Genauere Angaben über Fundorte, Facies, etc liegen mir leider nicht vor. Jedes Stöckchen trägt eine Etikette mit einer Nummer. Ich weiss nur, dass die Sammlung aus den Gewässern von Mauritius stammt.

Die Sammlung ist schon darum interessant, sowohl vom systematischen als vom tiergeographischen Standpunkt, weil es sich hier um ein Gebiet handelt, dessen Octocorallienfauna überhaupt noch wenig erforscht ist. Die wichtigsten Angaben diesbezüglich haben wir S. RIDLEY zu verdanken, der 1882 zwei kleine Sammlungen systematisch untersucht hat. STUDER, KÖLLIKER und MILNE-EDWARDS haben auch einige Arten bei Mauritius nachgewiesen. Nicht viel besser ist die Gorgonarienfauna von den nicht weit entfernten Seychellen bekannt, die durch THOMSON & RUSSELL auf Grund der GARDINER'schen Fänge auf der Percy-Sladen-Trust-Expedition, allerdings mehr nebenbei, untersucht wurde. KÜKENTHAL gibt, 1919, p. 800, eine Liste der bei den Inseln des westlichen Indischen Oceans nachgewiesenen Octocorallia (allerdings viele mit einem Fragezeichen!) und kommt zum Ergebnis, dass alle Arten dieses Gebietes auch in anderen indopacifischen Gebieten vorkommen, dass keine einzige Form auf dieses Gebiet beschränkt ist und dass die Familie der Muriceidae dort am reichlichsten vertreten

ist. Ich hatte in jüngster Zeit Gelegenheit, ausser einer kleinen Sammlung von Lourenço Marques, auch eine von Mozambique, Madagascar, Mauritius und Réunion zu untersuchen. Ich konnte das Urteil KÜKENTHALS bestätigen, dass es sich hier tatsächlich um eine Mischfauna handelt, die Elemente aus dem Roten Meere, Andamanen, Malediven, Ceylon, Malayischen Archipel, Japan, Fiji, etc, umfasst, aber schon damals konnte ich eine ganze Reihe von bisher aus diesem Gebiete nicht bekannten Formen nachweisen.

Die Sammlung Dr VAUGHAN's ist ein erneuter Beweis für die Richtigkeit meiner damals geäusserten Behauptung, dass die ganze Region noch sehr unzureichend untersucht ist. Abgesehen von zwei neuen Arten (*Echinogorgia lami* und *Ellisella vaughani*) fanden sich auch hier wieder zahlreiche Arten, die aus der östlichen Hälfte des Indischen Oceans noch nicht bekannt waren. Der indopacifische Charakter der Octocorallienfauna von Mauritius ist ganz unverkennbar. Aber *Paracis orientalis* Ridl. ist vielleicht doch als eine hier endemische Art aufzufassen; sie wurde bisher ausschliesslich in den Gewässern der Inseln Mauritius gefunden. Der Nachweis von *Nicella granifera* (KÖLL.), einer Rindenkoralle, die bisher nur an der Küste Nordwest-Afrika's und bei den Azoren erbeutet worden war, veranlasst mich, ausdrücklich zu bemerken dass meine Bestimmungen in diesem und auch in manchen anderen Fällen nicht mit voller Sicherheit gegeben werden konnten und nur Näherungswert besitzen. Viele der sonst sehr guten Beschreibungen RIDLEY's entbehren nämlich der nötigen Abbildungen, sei es der Wachstumsform oder der Spicula oder beider. Bei einigen Arten stimme ich mit den Synonyma von KÜKENTHAL und seiner Schülerin TOEPLITZ nicht überein. Ab und zu hatte ich den Eindruck, dass man im gegebenen Falle gar nicht mit Sicherheit bestimmen kann, weil die vorliegenden Literaturangaben ungenau, unzureichend sind, oft nur auf einem einzigen Type-Exemplar beruhen und man von der Variationsbreite einfach nichts weiss. (Leider war auch ich gezwungen, auf Grund eines einzigen Exemplars eine neue Art zu beschreiben, aber dagegen ist eben nichts zu machen). In solchen Fällen habe ich mich doch nicht von Neubeschreibung oder von der Bestimmung abhalten lassen, aber für alle Sicherheit Abbildungen der Wachstumsform und der Spicula gegeben. In zahlreichen Fällen habe ich die Beschreibungen der älteren Autoren durch Abbildungen ergänzt. Mag sein, dass ein fol-

gender Untersucher die eine oder andere Form anders bestimmt, was mir besonders bei den Muriceidae und den Gorgonellidae gar nicht unwahrscheinlich vorkommt. Bei den Angehörigen der ersteren ist man ja in hohem Grade vom Erhaltungszustande des Materials abhängig und bei Trockenmaterial mit ganz eingezogenen Anthocodien ist in manchen Fällen eine exacte Bestimmung kaum möglich. Bei den Gorgonellidae ist die Systematik zur Zeit, trotz der Revision der Familie durch TOEPLITZ oder vielleicht gerade durch dieselbe in einem derartigen Stadium von Verwirrung, dass in manchen Fällen nicht einmal zu entscheiden ist, zu welchem Genus eine gegebene Form gehört! Hier können nur weitere eingehende Untersuchungen an reichlichem Vergleichsmaterial – nach erfolgter neuerlicher Revision der Familie – zu einem befriedigenden Ergebnisse führen.

Die Sammlung von Dr VAUGHAN hat, systematisch geordnet, folgende Zusammensetzung;

I. ALCYONARIA (SCLERAXONIA) sensu STIASNY.

Fam. Suberogorgiidae Studer

Suberogorgia suberosa (Pallas).

Suberogorgia reticulata (Ell. & Sol.).

Suberogorgia mollis (Nutting).

II. GORGONARIA (HOLAXONIA) sensu STIASNY.

Fam. Muriceidae Verrill.

Muricella rubra typica J. A. Thoms.

Muricella tenera Ridley.

Muricella grandis Nutting.

Brandella mauritiensis (Ridley).

Brandella spec.

**Echinogorgia lami* n.sp.

Perisceles alternans (Wright & Stud.).

Paracis orientalis Ridley.

Fam. Gorgonellidae Studer.

Nicella carinata Nutting.

Nicella granifera (Köl liker).

Nicella dichotoma (Gray).

**Ellisella vaughani* n.sp.

Fam. Primnoidae Verrill

Caligorgia flabellum (Ehrenberg).

Die Sammlung enthält zwei neue Arten (*). Das Scleraxonia-Genus *Suberogorgia* ist mit 3 Arten vertreten, sehr reichlich die Familie Muriceidae (in Übereinstimmung mit KÜKENTHALS Befunden), reichlich auch die Familie Gorgonellidae. Die Genera *Muricella* und *Nicella* mit je drei Arten. Dagegen fehlen vollständig Vertreter der Melitodidae, Plexauridea, Gorgoniidae, Chrysogorgiidae, Isididae und Briareidae.

Auffällig ist, dass in der VAUGHAN'sche Sammlung kein einziges Exemplar der Genera *Melitodes*, *Wrightella* und *Junceella* vorkommt, von denen zahlreiche Arten aus dem Untersuchungsgebiet bekannt sind. Sie gibt also kein Übersichtsbild über die Zusammensetzung der ganzen Gorgonarienfauna, sondern nur einen Ausschnitt.

Vergleichen wir noch die Liste KÜKENTHALS der Gorgonarien der Ostküste Afrikas (1919, p. 799, 800) mit der unsrigen, so finden wir keine einzige gemeinsame Art! Allerdings ist die Gorgonarienfauna Ostafrikas noch ganz unzureichend erforscht. (Im Ganzen nur 11 Arten bekannt. Die Fauna soll sich nach KÜKENTHAL eng an die indische anschliessen).

Bei einem Vergleich mit derjenigen von Lourenço Marques (STIASNY, im Druck) ergibt sich nur *Suberogorgia mollis* als gemeinsame Form. Aber auch dieses Gebiet ist noch viel zu wenig erforscht.

Immerhin scheint es – wenn man sich zur Zeit überhaupt ein Urteil darüber erlauben darf – dass das Küstengebiet Ostafrikas im Ganzen eine andere Gorgonarienfauna beherbergt, als die mehr im zentralen Teile des Indischen Oceans gelegenen Inseln. Nach den Strömungsverhältnissen wäre dies auch kaum anders zu erwarten.

Alle genannten Gorgonarienfaunen müssen noch viel eingehender untersucht werden. Sie spielen ja in den Theorien KÜKENTHALS, der die malayischen Rindenkorallen phantastische Wanderwege um das Kap der Guten Hoffnung bis nach Westindien zurücklegen lässt, eine nicht unwichtige Rolle. Die bisher vorliegenden Tatsachen sprechen keinesfalls zu Gunsten der KÜKENTHAL'schen Theorien.

I. ALCYONARIA (SCLERAXONIA) sensu STIASNY.

Fam. Suberogorgiidae Studer.

Gen. *Suberogorgia* Gray.*Suberogorgia suberosa* (Pallas).

Syn. bei STIASNY, 1937, p. 87/93, Taf. VI, Fig. 46. Textfig. CC.

„ 1938a, p. 104, Taf. 1, Fig. 3.

„ 1938b, p. p. 358 9.

„ im Druck, Indochina, China, Japan.

HICKSON, 1932, p. 589.

1 Exemplar, no. 291.

560 mm hoch, 300 mm breit, Basis 50–60 mm breit.

Schönes Exemplar, reichlich in einer Ebene verzweigt, mit tiefer Längsfurche, flachen Kelchen, graurötlich. Spindeln mit zahlreichen regelmässigen Reihen rauher Warzen.

Die Art ist bereits von RIDLEY bei Mauritius nachgewiesen; sie kommt vor im malayischen Archipel, Australien, Admiraltäts-Inseln, Cochinchina.

Suberogorgia reticulata (Ell. & Sol.).

Syn. bei STIASNY, 1937, p. 101, 105, Taf. VII. Fig. 48. Textfig. GG.

„ 1940a, im Druck.

„ 1940f, im Druck.

2 Exemplare, no. 309.

190 mm hoch, 110 mm breit, Basis 5 mm breit

185 „ „ 125 „ „ „ 9 „ „

Sehr zarte Stöckchen. Rauhe Oberfläche, Kelche kleine runde Wärrchen, Anastomosennetz mit kleinen polygonalen Netzmaschen. Kleine Doppelkugeln mit fein getüpfelten, nicht gezackten, rundlichen Warzen, Spindeln mit zahlreichen Warzengürteln. Lichtgraubraun.

Bei Mauritius noch nicht nachgewiesen. Vorkommen: Malayischer Archipel, Japan, Samoa, Australien, Neu England, Singapore, Keeling Islands, Marshall Inseln.

Suberogorgia mollis (Nutting).

Syn. bei STIASNY, 1937, p. 98/101, Taf. VII, Fig. 47, Textf. FF.

„ 1940a, im Druck.

„ 1940e, im Druck.

2 Exemplare, no. 298.

330 mm hoch, 195 mm breit, ohne Basis

210 „ „ 200 „ „ „ „

Glatte Oberfläche, starke Anastomosenbildung, langgestreckte Netzmaschen, stark hervortretende Hauptäste, Doppelkugeln mit grossen, gezackten, rauhen Warzen. Lichtgrau-rötlich.

Vorkommen: malayischer Archipel (häufig), Lourenço Marques. Wahrscheinlich oft mit *S. reticulata* (syn. *verriculata*) verwechselt. Bei Mauritius noch nicht nachgewiesen.

II. GORGONARIA (HOLAXONIA) sensu STIASNY.

Fam. Muriceidae Verrill.

Gen. *Muricella* Verrill.

Muricella rubra typica J. A. Thoms.

Syn. bei KÜKENTHAL, 1924, p. 176.

STIASNY, 1940f, im Druck.

2 Exemplare, no. 292.

330 mm hoch, 260 mm breit, 35 mm breite Basis.

150 „ „ 135 mm „ ohne „

Diese bei Ceylon, Andamanen, Ganjan, Providence Isl., Jaluit (Marshall Isl.) häufig nachgewiesene Art ist bisher bei Mauritius noch nicht gefunden. Die var. *robusta* dagegen ist bereits von mir in meinem Bericht über die Gorgonarien von Mozambique, Madagascar, etc. bei Mauritius und auch bei Madagascar nachgewiesen.

Muricella tenera Ridley.

Syn. bei KÜKENTHAL, 1924, p. 177.

HICKSON, 1932, p. 476.

„ 1938, p. 590.

1 Exemplar, no. 301.

380 mm hoch, 235 mm breit, ohne Basis.

Die Art ist 1932 durch HICKSON an zahlreichen Exemplaren vom Great Barrier Reef gründlich nachuntersucht worden und ihre grosse Variationsbreite festgestellt. Farbe: weisslichbräunlich, Calyces hellbraun.

Verbreitung: Queensland, Great Barrier Reef, Torres Straits, Kei Isl. Von Mauritius war sie bisher noch nicht bekannt.

Muricella grandis Nutting.

(Taf. XII, Fig. 1, Textfig. A)

Syn. bei KÜENTHAL, 1924, p. 179

1 Exemplar, no. 403.

330 mm hoch, 330 mm breit, Basis ca 7 mm breit.

Fig. A. *Muricella grandis* (NUTTING). Spicula.

Diese sehr variable Art ist nur im Malayischen Archipel u.z. von der Siboga-Expedition an zahlreichen Stellen nachgewiesen. Ich gebe von dem vorl. gut erhaltenen Stöckchen eine Detailaufnahme der Kelche und eine Abbildung der Spicula, da ich diejenigen von NUTTING undeutlich oder unzureichend (nur eine Spindel abgebildet) finde.

Das Stöckchen ist in einer Ebene, aber sehr unregelmässig verzweigt. Alle Hauptäste sind stark abgeplattet, die Endästchen cylindrisch. Die Calyces stehen in den basalen Teilen 5 mm, auf den Endästchen 2–3 mm weit auseinander, meist seitlich, ge-

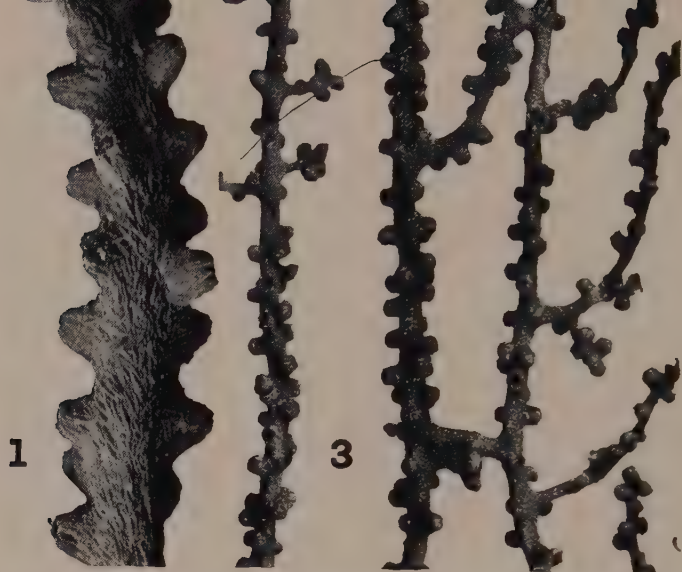


Fig. 1. *Muricella grandis*. NUTTING. Detailaufnahme der Calyces. Dunkelbraunrot.
 Fig. 2. *Brandella mauritiensis*. RIDLEY. Habitusbild. Lichtbraun.
 Fig. 3. *Brandella mauritiensis*. RIDLEY. Detailaufnahme. Anastomosenbildung der sehr
 dünnen Ästchen. Kelche allseitig stehend. 5 ×

legentlich aber auch allseitig. Sie sind etwas breiter (3 mm) als hoch, meist distalwärts orientiert. Operculum niedrig, Spicula in convergierenden Reihen angeordnet. Das Coenenchym ist zweischichtig:

Spicula (Textfig. A): äussere dicke Schicht mit 1–2 mm langen, schlanken, geraden (*a*), s-förmig gekrümmten (*b*), an einem Ende oft gegabelten (*c*) Spindeln, die auf der ganzen Oberfläche gleichmässig dicht, niedrig, bewarzt sind.

In der Innenschicht liegen plumpe grobbewarzte Spindeln oder Stäbe (*f*, *g*, *h*, *i*, *j*) oft mit seitlichen Fortsätzen (*g*, *j*), 0.2–0.36 mm lang, rot. In den Kelchen kleine, dünne Stäbchen oder Spindeln (*d*, *e*), wenig bewarzt, meist leicht gebogen, von 0.06–0.08 mm Länge. Meist durchsichtig. Zahlreiche dünne Längskanäle um die schwarze Achse. Die Farbe der Kolonie ist dunkelbraunrot.

Gen. *Brandella* Gray.

Brandella mauritiensis Ridley.

(Taf. XII, Fig. 2, 3, Textfig. B).

Syn. bei KÜKENTHAL, 1934, p. 218.

3 Exemplare, no. 293.

155 mm hoch, 168 mm breit, Basis 22 mm breit

200 „ „ 185 „ „ „ 9 „ „

375 „ „ 230 „ „ „ 35–70 mm breit.

Sehr dicht in einer Ebene fächerförmig verzweigt. Sehr breite Fussplatte. Stamm kurz, Hauptäste sehr dünn, Endästchen fast fadendünn, mit häufigen Anastomosen. Kelchwarzen allseitig stehend, in basalen Teilen 2–3 mm weit von einander entfernt, auf den Endästchen ganz dicht neben einander stehend, 1–2 mm hoch, mit Operculum. (Taf. XII, Fig. 3).

Spicula (Textfig. B): Spindeln (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*), flach, gerade, gebogen, seitlich verbreitert, mit oder ohne Fortsätze, auch gabelig, alle schwach bewarzt, bis 0.38 mm lang. Vierstrahler, Fünfstrahler, mit den höchsten Warzen in der Mitte, 0.14–0.16 mm breit (*f*, *g*, *h*). In den Kelchen schlanke Spindeln (*i*, *j*) gerade oder gebogen (0.12–0.14 mm lang), meist durchsichtig.

Farbe des Stöckchens: lichtbraun.

Das 2. Exemplar ist unregelmässiger geformt, nach einer Seite

überhängend, stellenweise ganz hellbraun-weisslich. Mit einer kleinen *Avicula*.

Das 3. Exemplar ist ganz schlecht erhalten und konnte wegen

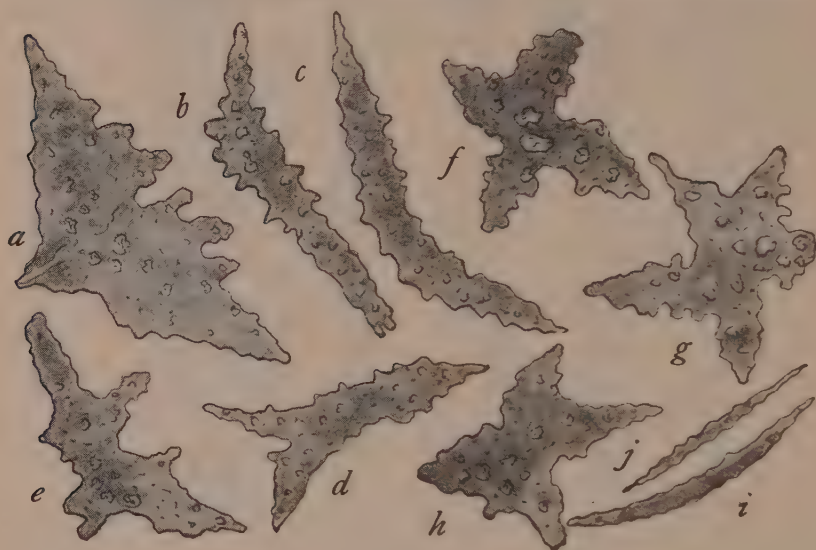


Fig. B. *Brandella mauritiensis*. (RIDLEY). Spicula.

der zum grössten Teile abgefallenen Rinde nur mit Mühe bestimmt und dieser Art angehörend erkannt werden.

Die Art ist nachgewiesen bei Mauritius und East London. RIDLEY's Originalbeschreibung enthält kein Habitusbild und nur ganz wenige Abbildungen von Spicula. Beides wird hier nachgetragen oder ergänzt.

Brandella spec.

1 Exemplar, no. 302.

180 mm hoch, 125 mm breit, ohne Fussplatte.

Das dunkelbraune Stöckchen, das nach seiner Wachstumsform (ohne Anastomosen, in einer Ebene verzweigt, Seitenäste abgeplattet) in die Nähe der pacifischen Arten *B. rubra* oder *B. gracilis* zu stellen wäre, ist ganz dicht überzogen mit den Nadeln eines Kieselschwammes, Algen, abgestorbenen Hydroidpolypen und Bryozoen. Die Calyces ragen nur stellenweise über den dichten fremden Überzug hervor. Nicht näher bestimmbar.

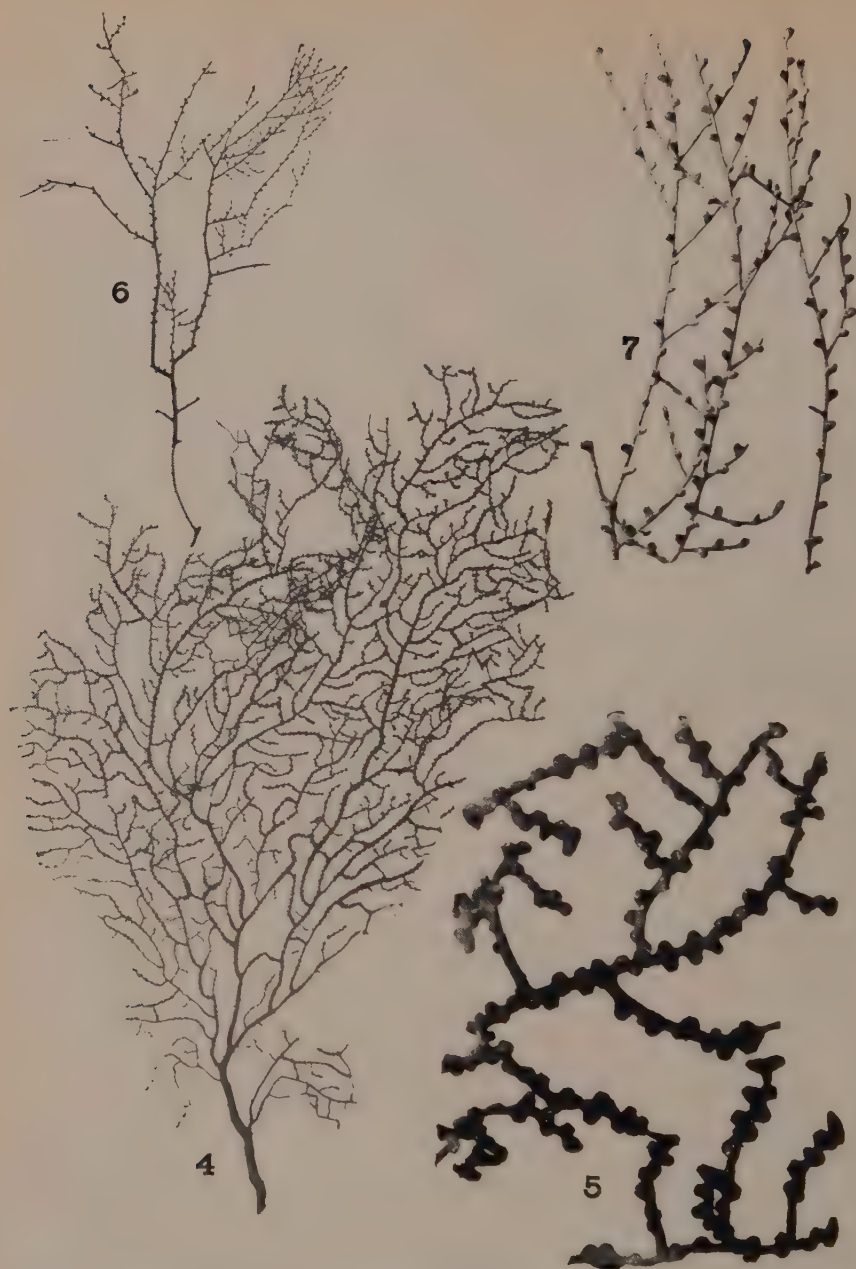


Fig. 4. *Echinogorgia lami* n. sp. Habitusbild. Rotbraun.

Fig. 5. *Echinogorgia lami* n. sp. Detailaufnahme Anastomosenbildung, Kelche seitlich stehend. $4\times$

Fig. 6. *Nicella granifera*. (KÖLLIKER). Habitusbild. Gelbbraun.

Fig. 7. *Nicella granifera*. (KÖLLIKER). Detailaufnahme. Kelche seitenständig, in weiten Abständen. $4\times$

Gen. *Echinogorgia* Kölliker.

Echinogorgia lami n. sp.

(Taf. XIII, Fig. 4, 5, Textfig. C).

2 Exemplare, no. 295/6.

285 mm hoch, 175 mm breit, Ohne Fussplatte (Type).

215 „ „ 155 „ „ „ „

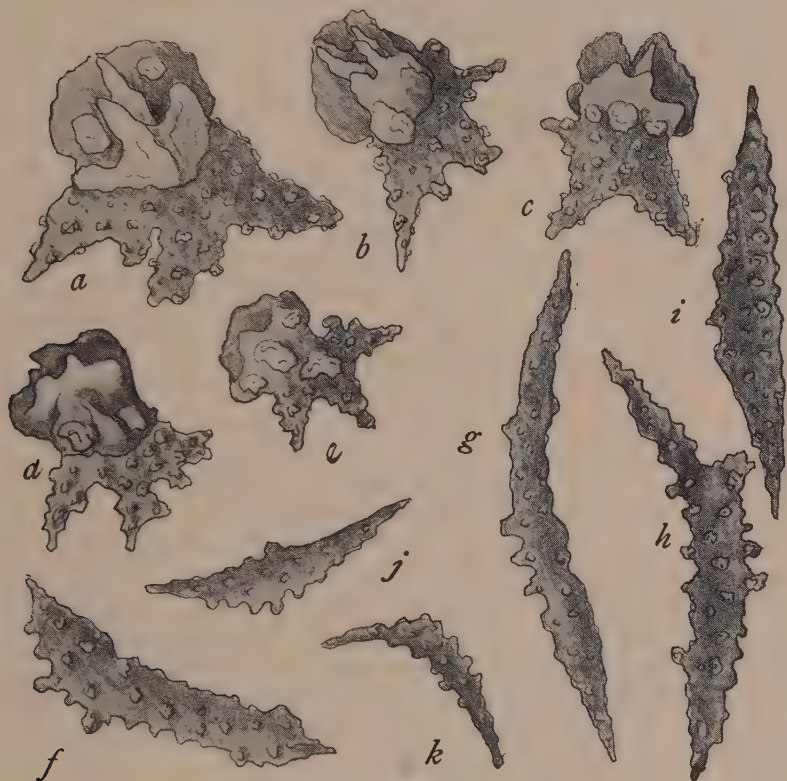


Fig. C. *Echinogorgia lami* n. sp. Spicula.

Das Typenexemplar ist fächerförmig in einer Ebene verzweigt, mit zahlreichen Anastomosen. Stamm und Äste annähernd gleich dick. Endästchen leicht angeschwollen endigend. Hauptäste vertikal auf die Verzweigungsebene seitlich zusammengedrückt. Calyces seitlich stehend, in basalen Teilen etwas weiter entfernt von einander als in distalen, 1–1½ mm hoch, mit verdicktem Randwulst und flachem Operculum. Coenenchym mit

Blattkeulen (Textfig. C), deren meist ganzrandige Blätter mehrere Blätter tragen, die in parallelen Ebenen hintereinander liegen, 0.05–0.096 mm breit (*a–e*). In tieferen Lagen gerade (*i*) oder leicht gebogene Spindeln (*f, g*) mit oft einseitig hohen Warzen oder mit seitlichen Fortsätzen (*h*), ± 0.28 mm lang. Operculum gebildet aus kleinen, stark gebogenen, meist einseitig höher bewarzten Spindeln (*j, k*), 0.10–0.12 mm lang. Gelblich.

Farbe des Stöckchens: rotbraun.

Das 2. Exemplar ist schlecht erhalten, dunkelbraun, mit zahlreichen Kalkröhren von Würmern.

Die Art steht zufolge der mit mehreren Blättern besetzten glattrandigen Blattkeulen in der Nähe von *Echinogorgia complexa* Nutt. oder *E. ridleyi* Nutt. beide aus dem Malayischen Archipel. Sie ist aber von beiden Arten verschieden, wie ich bei einem Vergleiche mit den Originalexemplaren NUTTINGS feststellen konnte. Allerdings sind die Beschreibungen NUTTINGS noch nicht nachuntersucht und überprüft und über die Variationsbreite derselben wissen wir noch nichts näheres. Jedenfalls gehört die neue Species *E. lami* in die Gruppe *complexa* – *ridleyi*.

Diagnose: Fächerförmig in einer Ebene verzweigt, mit Anastomosen. Stamm und Äste beinahe gleich dick, Äste normal auf die Verzweigungsebene comprimiert, Endästchen leicht angeschwollen, Calyces allseitig stehend, in basalen Teilen weiter entfernt von einander als auf den Endzweigen, 1–1½ mm hoch, mit verdicktem Randwulst und niedrigem Operculum. Coenenchym mit meist ganzrandigen Blattkeulen, deren Blätter mit zahlreichen parallelen Blättern besetzt sind, 0.05–0.09 mm lang. Spindeln gerade, gebogen, unregelmässig niedrig bewarzt, manche einseitig höher bewarzt und mit seitlichen Fortsätzen, ± 0.28 mm lang. Operculum aus kleinen, gebogenen, einseitig höher bewarzten Spindeln gebildet, 0.10–0.12 mm lang. Farbe rotbraun. Fundort: Mauritius.

Gen. *Perisceles* Wright & Studer.

Perisceles alternans (Wright & Stud.).

Syn. bei KÜKENTHAL, 1924, p. 195.

1 Exemplar, no. 312.

150 mm hoch, 130 mm breit, Fussplatte 8 mm breit.

Beschreibung und Abbildung WRIGHT & STUDER's der synonymen *Acamptogorgia alternans* stimmen gut mit dem vorliegenden

Stöckchen überein. Abweichend nur die Färbung, von WRIGHT & STUDER als weisslich (Spiritusexemplare) angegeben, das Trockenexemplar von Mauritius ist gelblichbräunlich.

Die Art ist bisher nur von den Fiji-Inseln bekannt, neu für die Fauna von Mauritius.

Gen. *Paracis* Kükenthal.

Paracis orientalis (Ridley).

Syn. bei KÜKENTHAL, 1924, p. 156.

3 Exemplare, no. 308.

185 mm hoch, 110 mm breit, Fussplatte 12 mm breit

220 „ „ 110 „ „ „ 10 „ „

160 „ „ 160 „ „ „ 15 „ „

Die Art ist von RIDLEY bei Mauritius in 147 m Tiefe nachgewiesen und gut beschrieben. Sie ist sonst nirgends wiedergefunden.

Fam. Gorgonellidae Studer.

Gen. *Nicella* Gray.

Nicella carinata Nutting.

Syn. bei TOEPLITZ, 1929, p. 359. 361.

THOMSON & DEAN, 1931, p. 210, pl. II, fig. 5, 6.

STIASNY, 1940a, Im Druck.

1 Exemplar, no. 311.

120 mm hoch, 110 mm breit, ohne Fussplatte, besetzt mit einer *Pteria*.

Die Art ist bisher nur im Malayischen Archipel nachgewiesen.

Nicella granifera (Köl liker).

(Taf. XIII, Fig. 6, 7).

Syn. bei TOEPLITZ, 1929, p. 359.

STIASNY, 1940c, Im Druck.

2 Exemplare, no. 299.

190 mm hoch, 120 mm breit, ohne Fussplatte

120 „ „ 55 „ „ „ „

In einer Ebene sympodial verzweigt. Die Exemplare sind ungemein zart und brüchig, viele Seiten- und Endzweige sind abgebrochen, wahrscheinlich war die Verzweigung sehr viel

reicher. Die Diagnose von TOEPLITZ und die Abbildung der Spicula von STUDER der synonymen *Verrucella guernei* (pl. IX, Fig. 7–10) stimmen so gut, dass ich nicht zögere, die vorliegenden Stöckchen so zu bestimmen, obwohl die Fundorte ganz verschieden sind. *Nicella granifera* kommt nämlich vor an der Westküste Afrika's und bei den Azoren, in grösserer Tiefe. Ich gebe für alle Fälle eine Abbildung eines der beiden Stöckchen und Detailaufnahme der Kelche, da die Wachstumsform aus denjenigen der kleinen Bruchstücke STUDERS (s.o.) kaum erkennbar ist. Die Bestimmung als *N. granifera* hat nur Näherungswert.

Nicella dichotoma (Gray).

(Taf. XIV, Fig. 8, 9, Textfig. D).

Syn. bei TOEPLITZ, p. 358.

1 Exemplar.

360 mm hoch, 340 mm breit, ohne Fussplatte.

Mehr minder in einer Ebene sympodial dicht verzweigt. Der Hauptstamm (ohne Rinde) gibt zwei Seitenäste ab, die nach



Fig. D. *Nicella dichotoma*. (GRAY). Spicula.

beiden Seiten viele dünne Nebenäste abgeben, die sich wieder verzweigen. Stamm und Hauptäste leicht abgeplattet. Gelegentliche Anastomosenbildung. Oberfläche mit feinen Längsfurchen und Rinnen. Calyces vorwiegend auf einer Seite des Stöckchens stehend, auf den Hauptästen meist seitenständig, oft in deutlichen Längsreihen angeordnet, auf den Endzweigen gegen- oder wechselständig, dichter stehend.

Die Kelchwarzen sind halbkugelig, (Taf. XIV, Fig. 9) ca 1 mm hoch, mit kleiner runder Öffnung. In basalen Teilen viele dünne

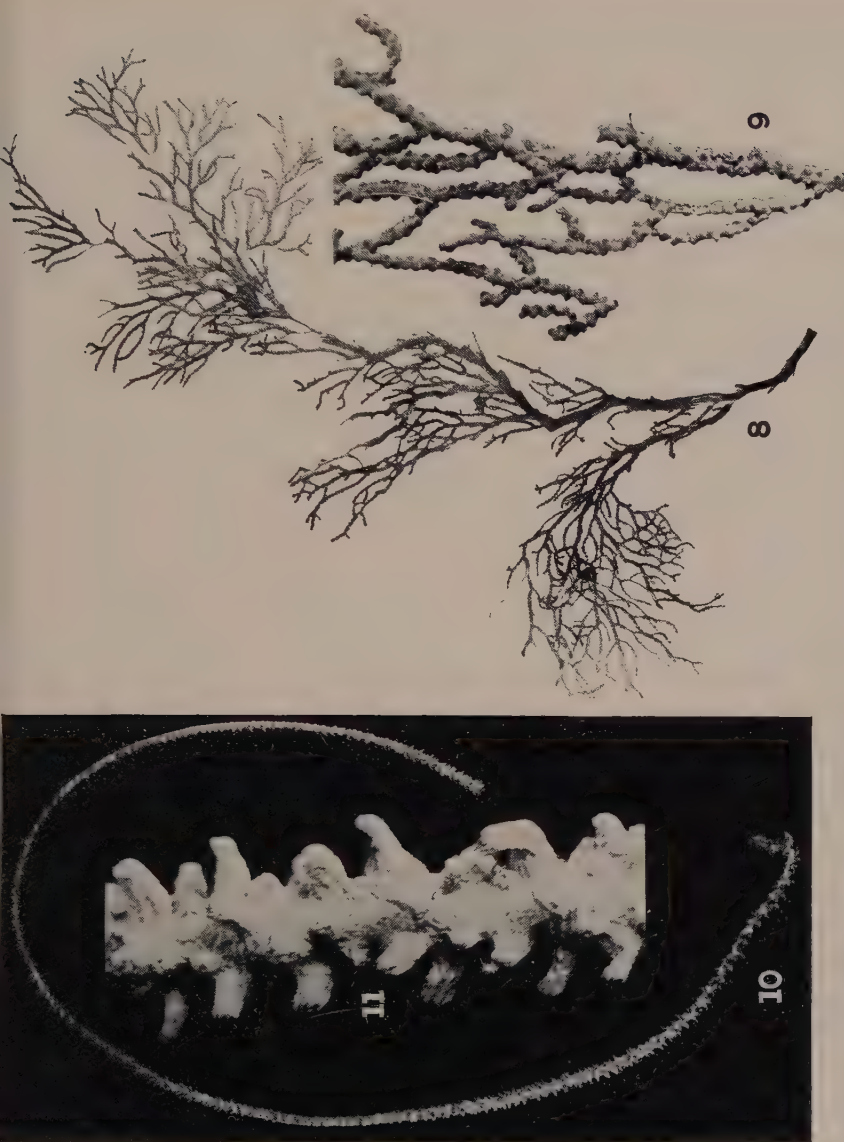


Fig. 8. *Nicella dichotoma*. (GRAY). Habitusbild. Rötlichgelblich.

Fig. 9. *Nicella dichotoma*. (GRAY). Detailaufnahme. Anastomosenbildung. Kelchwarzen kleine Halbkugeln allseitig oder seitenständig. $4 \times$

Fig. 10. *Ellisella vaughani* n. sp. Habitusbild. Der aufrechte Stamm ist künstlich abgebogen. Man beachte die verschiedene Ausbildungsweise der Kelche im basalen und distalen Teile und in der Mitte. Gelblich weisslich.

Fig. 11. *Ellisella vaughani* n. sp. Detailaufnahme aus dem basalen Teile. Calyces röhrenförmig, 3-4 mm hoch. $4 \times$

gleichlumige Längskanäle, in den Endzweigen zwei breitere gegenständige im Kranze der dünneren Kanälchen rings um die graugelbe Hornachse. Coenenchym zweischichtig.

Spicula (Textfig. D): Aussenschicht mit massenhaften kleinen Doppelkugeln, alle mit gut ausgebildetem glattem Halse, auf den verdickten Teilen mit vielen kleinen runden Warzen besetzt (*a-d*), 0.03–0.05 mm lang; in tieferen Lagen meist abgestumpfte Doppelspindeln mit kurzem dicken, glattem Hals, sonst gleichmässig dicht mit kleinen, runden Warzen besetzt, die an den Polen etwas grösser werden können (*e, f, g*); schwach bewarzte, schlanke Doppelspindeln oder Spindeln (*h, i*), 0.186–0.216 mm lang, gelblich oder durchsichtig. In den Calyces kleine, schwach bewarzte Spindeln oder Stäbchen (*k*) oder Doppelsterne (*j*), 0.03 mm lang.

Farbe des Stöckchens rötlichgelblich.

Hauptmerkmale; beiderseitige Verzweigung, rauhe Oberfläche, einfarbig, sehr lange Doppelspindeln, Doppelkugeln mit langem, glatten Hals.

Die Art wird in der Literatur oft erwähnt, sie ist von RIDLEY auch bei Mauritius nachgewiesen und doch möchte ich behaupten, dass sie kaum mit Sicherheit erkennbar ist. Die alten Beschreibungen von GRAY taugen gar nichts und wenn man die lange Liste der Synonyma bei TOEPLITZ nachsieht und die verschiedenen Abbildungen der Wachstumsform und Spicula mit einander vergleicht, kennt man sich erst recht nicht aus. Nach meiner Ansicht werden hier manche Arten als Synonyma betrachtet, die ganz etwas anderes sind. So z.B. glaube ich mit ziemlicher Bestimmtheit annehmen zu können, dass die australische *Nicella laxa* Whitelegge, *Nicella dichotoma* Thomson & Russel von den Solomon Inseln, *Nicella coralloides* Nutting aus dem Malayischen Archipel nicht synonym mit *dichotoma* Gray sind. KÜKENTHAL scheint mir hier die Synonyma sehr willkürlich zusammengestellt zu haben und seine Schülerin hat alle, statt sie sorgfältig nachzuprüfen, ganz einfach kritiklos übernommen. Es ist dann wirklich schwer, eine gegebene Form richtig zu bestimmen. Ich gebe daher für alle Fälle Abbildungen der Wachstumsform und der Spicula, um eine spätere Kontrolle zu ermöglichen.

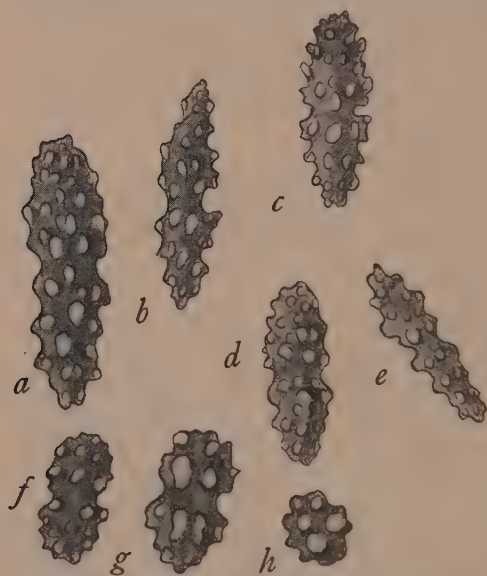
Gen. *Ellisella* Gray.*Ellisella vaughani* n. sp.

(Taf. XIV, Fig. 10, 11, Textfig. E).

1 Exemplar, no. 307.

ca. $3/4$ m hoch, ca. 5 mm dick. Fussplatte abgebrochen.

Langer dünner unverzweigter leicht abgebogener Stock. Von einer ganz unregelmässig geformten, z.T. abgebrochenen Basis erhebt sich der cylindrische Stamm, von dem nach allen Seiten 3–4 mm hohe, vertikal auf die Oberfläche stehende, $1-1\frac{1}{2}$ mm dicke Kelchröhren abgehen (Taf. XIV, Fig. 11). Dieselben stehen 2–3 mm weit von einander entfernt und sind distalwärts etwas abgebogen, ihre Öffnung ist ganz klein.

Fig. E. *Ellisella vaughani* n. sp. Spicula.

Die Oberfläche des Coenenchyms erscheint rauh infolge eines feinen Netzes von Längsrücken und Furchen, die sich auch auf die Kelchröhren

fortsetzen. In der basalen Hälfte sind die Kelchröhrchen am längsten, etwa in der Mitte des Stöckchens werden sie viel niedriger und zu ganz flachen Warzen oder verschwinden z. T. gänzlich, nehmen weiter höher wieder normale Länge an, verschwinden dann wieder eine Strecke lang und sind dann gegen das freie Ende zu wieder ganz normal als cylindrische Röhrchen ausgebildet. Hier stehen sie dicht nebeneinander und sind gegen das freie Ende stark geneigt, aber nie angedrückt an die Oberfläche. Durch diese so verschiedene Ausbildungsweise der Calyces erscheint die ganze Kolonie als ein bald dickerer, bald dünnerer Stab. Das Coenenchym ist ziemlich dick. Spicula

(Textfig. E): Spindeln und Doppelkugeln, Kugeln. Die Warzen sind überall oval, selten rund, stets glatt, niedrig, erscheinen wie angepresst. Schlanke Spindeln oder Doppelspindeln (*a, b, c, d, e*), 0.12–0.144 mm lang, Doppelkugeln mit kleinen (*f*) oder breiten, grossen glatten Warzen (*g*), 0.06–0.08 mm lang, Kugeln mit grossen Warzen (*h*), 0.03 mm breit. Alle durchsichtig.

Kanalsystem wurde nicht untersucht, da nur ein einziges unverzweigtes Stück vorliegt.

Farbe: gelblichweiss.

Wenn wir uns bei der Bestimmung an die Revision von TOEPLITZ halten – gegenwärtig hat man ja keine andere Wahl – bleibt nichts anderes übrig, als das vorliegende Stöckchen zum Genus *Ellisella* zu stellen, trotz des ganz abweichenden Baues der Calyces, da letztere die gleiche Bewaffnung zeigen wie das Coenenchym und das Coenenchym symmetrisch gebaute Doppelspindeln enthält. Hier hat sie ihren Platz neben *E. laevis* von Australien, da dies die einzige unverzweigte Form ist. Unser Exemplar unterscheidet sich aber von ihr durch die viel grösseren, röhrenförmig ausgebildeten Calyces und durch andere Formen der Spicula. Es erinnert stark an das von mir beschriebene und abgebildete Bruchstück von „*Junceella juncea?*“ aus dem Golf von Tadjoura, das aber Spicula vom *Junceella*-Typus hat (STIASNY, 1940, taf. VII, Fig. 27).

Diagnose; Unverzweigt. $\frac{3}{4}$ m hoher Stab, ca. 5 mm dick. Oberfläche rauh mit einem Netzwerk von Längsfurchen und Rinnen, die auch auf die Calyces gehen. Calyces 3–4 mm hohe, 1–1½ mm dicke Röhrchen, die vertikal auf die Oberfläche stehen oder distalwärts leicht abgebogen sind, 2–3 mm von einander entfernt. Stellenweise werden sie jedoch zu ganz flachen Warzen oder verschwinden gänzlich. Coenenchym ziemlich dick. Schlanke Spindeln oder Doppelspindeln mit runden oder ovalen, glatten Warzen; 0.12–0.14 mm lang; Doppelkugeln, ebenso bewarzt, 0.05–0.08 mm lang, Kugeln, 0.03 mm breit. Alle durchsichtig. Farbe des Stöckchens gelblichweiss.

Fundort: Mauritius.

Fam. Primnoidae Studer,

Gen, *Caligorgia* Gray.

Caligorgia flabellum typica (Ehrenberg).

Syn. bei KÜKENTHAL, 1924, p. 271.

1 Exemplar, no. 300.

180 mm hoch, 160 mm breit, ohne Basis.

Die Art ist im Indic und Pacific sehr verbreitet, von STUDER auch bei Mauritius nachgewiesen.

LITERATURVERZEICHNIS.

- HICKSON, S. J., 1932. Gorgonacea. Great Barrier Reef Expedition 1928/9. *Scient. Reports*, **iv**.
- , 1938. The Gorgonacea from Torres Straits collected by Prof. A. C. HADDON, F. R. S., 1888–1889 with notes on the genera *Hicksonella* and *Pseudothesea*. *Proc. Zoolog. Soc. London*, **108**.
- KÖLLIKER, A., 1865. *Icones histiologicae*.
- KÜKENTHAL, W., 1919. Gorgonaria. *Wiss. Ergeb. Deutsche Tiefsee-Exped. „Valdivia“*, **13**.
- , 1924. Gorgonaria. In: *Das Tierreich*, **47**.
- NUTTING, C. C., 1910. Monographien über die Muriceidae und Gorgonellidae der „Siboga“ Expedition, **13**.
- RIDLEY, S., 1882. Contributions to the knowledge of the Alcyonaria with descriptions of new species from the Indian Ocean and the Bay of Bengal. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 5. ser. **IX**.
- , 1882. Contributions to the knowledge of the Alcyonaria. Part II, including descriptions of new species from Mauritius. *Ebenda*, **X**.
- STIASNY, G., 1937. Revision der Scleraxonia. *Siboga-Expeditie*, Leiden, **XIII b 8**.
- , 1938a. Revision des Collections H. Michelin, II. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, 2. sér. **X**.
- , 1938b. Die von Dr C. DAWYDOFF in Französisch Indochina gesammelten Gorgonarien. *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, **VI**.
- , 1940a. Gorgonaria und Alcyonaria der „Snellius“-Expedition. *Temminckia*.
- , 1940b. Alcyonides et Gorgonides d'Indochine, Chine et Japon. *Arch. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*.
- , 1940c. Alcyonides et Gorgonides. Provenances diverses, *Ebenda*.
- , 1940d. Alcyonides et Gorgonides de Mozambique, Madagascar, Ile Maurice et Reunion. *Ebenda*.
- , 1940e. Gorgonaria von Lourenço Marques, *Arch. Museu Bocage, Lissabon*. **XI**.
- , 1940f. Gorgonaria von den Fiji- und Marshall-Inseln (Sammlung Prof. SIXTEN BOCK).
- STUDER, TH., 1879. Übersicht der Anthozoa Alcyonaria, welche während der Reise S. M. S. „Gazelle“ um die Erde gesammelt wurden. *Monatsber. Akad. v. Wiss. Berlin*. Aus d. J. 1878.
- THOMSON, J. A., and L. DEAN, 1931. The Alcyonacea of the Siboga-Expedition with an addendum to the Gorgonacea. *Siboga Expeditie* Leiden, **XIII d**.
- THOMSON, J. A. and E. S. RUSSELL, 1909/10. Alcyonarians collected on the Percy Sladen Trust Expedition by Mr J. STANLEY GARDINER. I. The Axifera. *Transact. Linnean Soc. London*, sec. ser. **XIII**.
- TOEPLITZ, CH., 1929. Die Gorgonarien Westindiens. Die Familie Gorgonellidae, zugleich eine Revision. *Zoolog. Jahrb., Suppl.* **16**.
- WRIGHT, E. P. & TH. STUDER, 1889. Report on the Alcyonaria. In *Rep. Sc. Res. Voy, H.M.S. „Challenger“*. *Zool.* **31**.

LAND AND FRESHWATER MOLLUSKS FROM THE SMALLER VENEZUELAN ISLANDS

BY

P. WAGENAAR HUMMELINCK.

No reports have ever been published on the recent mollusk fauna of the Venezuelan Islands. In connection with a paper on the mollusks of Margarita by Mr. H. G. RICHARDS, in collaboration with the present author, shortly to be published in the Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, it may be of some use to give an account of the specimens which were collected on the smaller islands, East and West of Margarita, in the summer of 1936.

As my visit to each of these islands varied from 1 hour to 1 day, in the middle of the dry season, it is clear that no complete enumeration of the occurring species can be expected.

The climate is very arid and may be compared with that of Curaçao; only the summit of Tamarindo may have a rainfall of more than 700 mm a year, while large areas probably receive less than 350 mm.

The vegetation is very scanty and consists mostly of scattered shrubs and cactuses; only the Testigos islands are more densely wooded. On the Isla Larga, Cayo de Agua (Los Roques) and Ave de Barlovento (Las Aves), which only possess beach-vegetation, no mollusks could be found. La Sola and Centinela are bare rocks, devoid of all plant life.

The total number of permanent residents may be estimated at 380, chiefly confined to Gran Roque (320), Morro de la Iguana (47) and Blanquilla (8). Most of the islands however, are occasionally visited by fisherman, egg-collectors and goat-hunters.

LOCALITIES

Los Testigos

- Stat. 157-158. Morro de la Iguana, $\frac{2}{3}$ km², granitic rocks, rather dense growth of shrubs.
Stat. 159. Chiwo, $\frac{1}{50}$ km², granitic rocks, considerable growth of shrubs.
Stat. 160. Angoletta, $\frac{1}{1000}$ km², porphyrites, considerable growth of shrubs.
Stat. 162-163. Tamarindo, $2\frac{1}{2}$ km², granitic rocks, considerable growth of shrubs and small trees.
Stat. 165. Isla de Conejo, $\frac{1}{2}$ km², porphyrite, scattered shrubs.

Los Frailes

- Stat. 168. La Pecha, $\frac{1}{4}$ km², porphyrites, considerable growth of low shrubs.

Los Hermanos

- Stat. 169. Morro Fondeadero, $1\frac{1}{2}$ km², chiefly amphibolites, some shrubs.
Stat. 170. Morro Pando, 2 km², diorite, scattered shrubs.

Blanquilla

- Stat. 171-172. Blanquilla, 45 km², diorites and limestone, scattered shrubs.

Tortuga

- Stat. 173. Tortuga, 140 km², limestone, shrubs and scattered small trees.

Orchila

- Stat. 174-175. Huespen, 25 km², granitic rocks and limestone, few scattered shrubs.

Los Roques

- Stat. 41-42. Gran Roque, $1\frac{1}{3}$ km², stagnant water, permanent, abt. $1 \times 1 \times \frac{1}{2}$ m, in amphibolites, mesohaline.



SPECIES

- | | | |
|--------------|--|----------------------------------|
| Helicinidae. | <i>Alcadia dysoni</i> (Pfeiffer). | Los Testigos, St. 157, 159, 162. |
| Amnicolidae. | <i>Potamopyrgus parvulus</i> (Guilding). | Los Roques, St. 41, 42. |
| Pupillidae. | <i>Gastrocopta barbadensis</i> (Pfeiffer). | Orchila, St. 175. |
| | <i>Gastrocopta iheringi</i> (Suter). | Los Testigos, St. 157, 158, 162. |
| | <i>Gastrocopta octonaria</i> (Pilsbry). | Los Frailes, St. 168. |
| | <i>Pupoides marginatus</i> (Say). | Los Hermanos, St. 169, 170. |
| | | Blanquilla, St. 171, 172, |
| | | 172A, 172B. Orchila, St. 174. |
| | | Blanquilla, St. 171. Tortuga, |
| | | St. 173. Orchila, St. 175. |
| Succineidae. | <i>Succinea</i> spec. | Los Testigos, St. 159, 160. |
| | | Los Hermanos, St. 169. Blan- |
| | | quilla, St. 171. |
| Subulinidae. | <i>Lamellaxis micra</i> (Orbigny). | Los Testigos, St. 158, 163B, |
| | | 165. |
| | <i>Synopeas beckianum</i> (Pfeiffer). | Los Testigos, St. 159, 162. |
| | | Blanquilla, St. 171. |
| | <i>Subulina octona</i> (Bruguière). | Los Testigos, St. 162, 163A. |

- Oleacinidae. *Spiraxis blandi* (Crosse). Los Roques, teste CROSSE.
 Bulimulidae. *Drymaeus multilineatus* (Say). Los Testigos, St. 162.
 Drymaeus virgulatus (Férussac). Los Testigos, St. 162. Blanquilla, St. 171.
 Urocoptidae. *Microceramus bonairensis* (Smith). Blanquilla, St. 171. Tortuga. St. 173.

DISTRIBUTION

	La Goajira Paraguana	Aruba Curaçao Bonaire Los Roques Orchila Tortuga Blanquilla Los Hermanos Margarita Los Frailes Los Testigos	NE Venezuelan Mainland
<i>Alcadia dysoni</i>	×
<i>Potamopyrgus parvulus</i>	×	×
<i>Gastrocopta barbadensis</i> ...	×	×	×
<i>Gastrocopta iheringi</i>	×	×	×
<i>Gastrocopta octonaria</i> ¹⁾	×	×	×
<i>Pupoides marginatus</i>	×	×	×
<i>Succinea spec.</i>	×	×	×
<i>Lamellaxis micra</i>	×	×	×
<i>Synopeas beekianum</i>	×	×	×
<i>Subulina octona</i>	×
<i>Spiraxis blandi</i> ¹⁾	×
<i>Drymaeus multilineatus</i>	×	×	×
<i>Drymaeus virgulatus</i>	×	×	×
<i>Microceramus bonairensis</i> ¹⁾
	etc. etc.	etc. etc. etc.	etc. etc.

The distribution of *Gastrocopta octonaria*, *Microceramus bonairensis*, *Gastrocopta iheringi* and *Drymaeus multilineatus* shows a noticeable relation between the fauna of Los Hermanos, Blanquilla, Tortuga and Orchila and that of Bonaire, Curaçao and Aruba. The mollusk fauna of Margarita, Los Frailes and Los Testigos show no positive differences to that of the adjacent continent.

¹⁾ The distribution of *Gastrocopta octonaria*, *Spiraxis blandi* and *Microceramus bonairensis* is confined to the indicated localities.

²⁾ According to CROSSE, J. Conch. Paris 1874, p. 66; not found by the author. The single specimen on which this species is based appears to have close Jamaican relatives, but also a noticeable similarity with *Pseudosubulina decussata* H. B. Baker from the South American mainland may be observed.

³⁾ Clearly introduced by human agency.

COMPTES RENDUS DE LA SOCIÉTÉ NÉERLANDAISE
DE ZOOLOGIE – 1939

Séance du 28 janvier 1939 à Amsterdam

B. J. KRIJGSMAN, (Utrecht). Neuere Ergebnisse der elektrophysiologischen Nervenforschung.

Va paraître comme publication dans ce journal.

Séance du 4 mars 1939 à Leyde

1. Symposium. Die Rolle der Golgi-Körper bei der Bildung von Zellprodukten.

a. G. C. HIRSCH, (Utrecht). Die Phasentheorie der Golgi-Körper.

Es sind in den letzten 12 Jahren in meinem Laboratorium Untersuchungen verrichtet worden über die Frage: auf welche Weise entstehen spezifische Zellprodukte in tierischen Zellen? Wir haben uns zunächst beschränkt auf die Untersuchung von Zellen, welche ihre spezifischen Produkte aufstapeln in einer mikroskopisch erkennbaren Form. Es wurde untersucht die Restitution der Eiweissträger von Enzymen in der Mitteldarmdrüse von *Astacus* (JACOBS), im Pankreas (HIRSCH, RIES, JÄRVI) und im Darm von *Ascaris* (HIRSCH und BRETSCHNEIDER); weiterhin die Restitution spezifischer Eiweisskörper in den schleimbildenden Zellen der Speicheldrüsen (JÄRVI). Alle diese Zellen restituieren das spezifische Produkt, stapeln es in mikroskopisch erkennbarer Form von Granula, welche aus Proteinen aufgebaut sind, und stossen es auf einen spezifischen Reiz hin wieder aus. Zweitens wurde die Entstehung von Eiweiss und Fett im Dotter von Eiern untersucht und zwar von dem Huhn (SLUITER) und von *Ascaris* (R. D. BROEK). Die Frage, welche uns allgemein leitete, war diese: welchen Anteil nehmen die mikroskopisch erkennbaren Strukturen an dem Aufbau der spezifischen Produkte dieser Zellen?

Die Methode der Untersuchung bestand erstens in der Beobachtung der lebenden oder überlebenden einzelnen Zellen während der verschiedenen Phasen der Restitution des spezifischen Produktes; zweitens in einer Stufenuntersuchung: hierbei werden die Zellen zu bestimmten Zeiten nach Setzung eines

Reizes oder nach dem Beginn einer bestimmten Arbeitszeit stufenweis fixiert; die fixierten Präparate werden verglichen und (wenn möglich) quantitativ hinsichtlich der Entstehung des Produktes behandelt.

Das Gemeinschaftliche der Ergebnisse kann nun kurz in der folgenden Weise zusammengefasst werden: Im Anfang der Restitution nimmt eine Zelle aus ihrer Umgebung bestimmte Stoffe auf, welche für den Aufbau der spezifischen Produkte notwendig sind. Die Zellmembran kann während dieser „Kooptation“ in ihrer Durchlässigkeit gegenüber einem bestimmten Stoffe wechseln (Pankreas). Bei dem Aufbau eines spezifischen Eiweiss- oder Fettproduktes spielen offenbar zwei Zellstrukturen eine wichtige Rolle: die Mitochondrien und die Golgi-Körper.

Die Rolle der Mitochondrien ist in vieler Hinsicht noch problematisch. Man kann jedoch an der lebenden Zelle und an fixierten Vergleichspräparaten beobachten, dass die Mitochondrien im Beginn der Restitutionszeit der Zelle erstens in ihrer Form sich verändern: aus länglichen feinen Stäben werden häufig kürzere und dickere Stäbe oder es bilden sich Körnchen aus der Mitochondriensubstanz selbst. Zweitens konnte, besonders an lebenden Zellen, beobachtet werden, dass sich an der Oberfläche der Mitochondrien kleine Granula formen, welche sich allmählich von diesem Mutterboden losmachen und sich in das Golgi-Feld begeben. Die Substanz der Mitochondrien nimmt also im Anfang der Restitution irgendwie Teil am Aufbau neuer Stoffe; wie diese Teilnahme sich chemisch vollzieht, ist noch nicht bekannt.

Die Golgi-Körper bilden den eigentlichen Fabrikationsort der hier in Frage stehenden Eiweiss- und Fettkörper. Die Phasentheorie der Golgi-Substanz sagt nun das Folgende aus: die Golgi-Substanz durchläuft während der Produktion dieser spezifischen Produkte eine bestimmte Reihe von Perioden, welche zu einer Arbeitsphase zusammengefasst sind. Die erste Periode ist die Praesubstanz: eine mit Metallen durchimprägnierbare und mikroskopisch homogen erscheinende Substanz, aus welcher sich allmählich die Golgi-Systeme bilden. Diese zweite Periode entsteht dadurch, dass im Inneren der Praesubstanz sich kleine Vakuolen bilden, welche je länger je grösser werden. Im Anfang ist der Inhalt dieser Vakuolen noch durchscheinend hell; er wird allmählich dunkler, während die Vakuolen anwachsen. Durch eine Zusammenarbeit der Vakuole (welche Golgi-Internum ge-

nannt wird) mit bestimmten Teilen der ursprünglichen Praesubstanz, welche als Kugelschale die Vakuole umgibt und Golgi-Externum genannt wird, entsteht ein Golgi-System. Allmählich verschwindet das ursprüngliche Golgi-Externum je länger je mehr, während das Golgi-Internum an Inhalt immer dichter wird und an Grösse zunimmt. Das Schicksal des Golgi-Externums ist verschieden: es kann gänzlich verschwinden oder auch nach Loslösung vom Golgi-Internum neue Praesubstanz bilden.

Die letzte Periode einer Golgi-Phase ist das Produkt, welches aus dem Golgi-Internum entstanden ist und ohne Golgi-Externum im Protoplasma liegt. Als Produkte der Golgi-Körper sind bisher nur sehr verschiedene Proteine, Fette und Lipoide bekannt; Kohlehydrate werden offenbar nicht durch Golgi-Körper gebildet.

Bei der Bildung des spezifischen Stoffes in den Golgi-Internas spielt das Vitamin C eine Rolle: es wird allein hier aufgestapelt und verbraucht; wird dagegen zuviel Vitamin C der Zelle angeboten, so kann das Vitamin C auch im Plasma in Form von kleinen Körnchen kondensiert werden; dies ist offenbar eine Kondensierung und keine Adsorption. Ein chemischer Verbrauch des Vitamin C im Plasma wurde dagegen nicht beobachtet.

- b. G. L. RINKEL, (Utrecht). Die Restitution der Eiweisskörper zum Zwecke des Nestbaues in der Niere des männlichen Stichlings.

Es ist seit längerer Zeit bekannt, dass die Eiweisstoffe zum Nestbau durch das Männchen des Stichlings in den Tubuli der Niere erzeugt werden; die Glomeruli nehmen hieran keinen Anteil. Bei meiner Untersuchung wurde zunächst ein Wachsplattenmodell eines Nephrons angefertigt, um ein naturgetreues Bild der anatomischen Verhältnisse zu erhalten. Hierbei ergab sich, dass keine grundsätzlichen Unterschiede zwischen der Niere von *Gasterosteus aculeatus* und *G. pungitius* bestehen. Die Tiere wurden während des Winterstadiums, in welchem die Restitution der Proteine in den Nierentubuli ruht, in Aquarien gebracht und Tag und Nacht einer bestimmten Menge Kunstlicht unterworfen; hierdurch entwickelte sich der Geschlechtszyklus schnell. Die Nieren wurden in einer Stufenuntersuchung nach Setzung des Lichtreizes untersucht. Von jeder Niere wurde ein Teil auf Golgi-Körper, der andere auf Mitochondrien behandelt.

Es ergab sich, dass die Niere während des Herbstes und des Winters sich in einem Ruhestadium befindet, aus welchem sie frühzeitig im Frühling übergeht zu einer schnellen Restitution der Eiweisstoffe in Abschnitten der Tubuli. Der Restitutionsprozess spielt sich in einem Nephron so ab, dass der Aufbau der Proteine in einer bestimmten Weise über den Abschnitt hinläuft. Die Eiweisskörper werden als Produkt gebildet in Form von Granula. Der Aufbau dieser Granula ist ein kettenförmiger Prozess, welcher den folgenden Verlauf nimmt: 1. die ursprünglich länglichen Mitochondrien zeigen rundliche Verdickungen und fallen allmählich in Körnchen auseinander. Aus diesen Körnchen entsteht die Praesubstanz der Golgi-Körper, welche durchimprägnierbar mit OsO_4 ist, während die Mitochondrien es vorher nicht waren. Diese Praesubstanz kann sich durch Wachstum und Durchschnürung stark vermehren. Aus ihr entstehen durch eine innere Vakuolenbildung die Golgi-Systeme. Das Golgi-Externum nimmt je länger je mehr in Menge ab, das Golgi-Internum nimmt an Grösse und an Dichtigkeit der inneren Substanz immermehr zu. Schliesslich bleibt als Endprodukt der Golgi-Interna das Eiweiss-Granulum übrig.

Diese Produkte werden schliesslich verflüssigt und extruiert. Ob auch während dieser Extrusion noch neue Produkte restituiert werden, konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden; doch scheint es mir sehr wahrscheinlich, dass während einer Sexualperiode die eiweisstaufbauende Tätigkeit der Nierenzellen noch einmal als Golgi-Phase abläuft; hierauf gehen die Zellen in eine rein exkretorische Periode über, um in der nächsten Sexualperiode wieder neue Eiweisskörper aufzubauen.

- c. C. J. H. VAN DEN BROEK (Utrecht). Die Rolle der Golgi-Körper bei den jüngsten Stadien der Oogenese bei *Ascaris lumbricoides*.

Im Gegensatz zu der bisherigen Meinung konnte ich zunächst durch Messungen und Beobachtung der Zellkerne feststellen, dass die jüngsten Stadien in der Eientwicklung von *Ascaris* nicht einfach durch eine einzige Keimzone und dann durch eine Wachstumszone laufen, sondern dass hier ein feinerer Arbeitsrhythmus zu beobachten ist: eine erste kurze Vermehrungsperiode – das gewöhnliche Keimlager – geht über in eine vegetative Periode, in der die Determination zur Eizelle oder Wandzelle stattfindet. Diese geht wiederum in eine zweite Ver-

mehrungsperiode über, und diese schliesslich in eine zweite vegetative Periode: die Wachstumsperiode.

In diesen jüngsten Stadien vollziehen sich nun drei verschiedene Golgi-Phasen, welche sich gewissermassen dachziegelförmig überdecken und wobei jede Phase aus den Perioden Praesubstanz, Golgi-Systemen und Produkten zusammengesetzt ist. Jede dieser drei Golgi-Phasen hat ihren Höhepunkt zu verschiedenen Zeiten und zwar genau zusammentreffend mit dem Auftreten einer vegetativen Periode. Jede Golgi-Phase besitzt eine bestimmte und von den anderen Phasen verschiedene Struktur, eine andere Wachstumsweise und auch ein anderes Produkt: das Produkt der ersten und dritten Phase besteht vermutlich aus Proteinen; das Produkt der zweiten Golgi-Phase sicher aus Fett. Wir müssen uns die Bildung dieser spezifischen Produkte mit Hilfe der Golgi-Körper angepasst denken an die physiologischen Bedürfnisse der Zelle während der rhythmisch auftretenden vegetativen Perioden. Eine solche Auffassung wird besonders deutlich bei der zweiten Golgi-Phase: hier findet ein Umsatz von ungesättigten in gesättigte Fettsäuren statt, Hand in Hand mit einer Entmischung. Diese Fette werden als Dotterfette in der Eizelle aufgestapelt. Ausgehend von der täglichen Eiproduktion konnte ich berechnen, dass für diese zweite Golgi-Phase etwa 8–10 Stunden benötigt werden.

Weil wir hier in derselben Zelle drei ganz verschiedene Gebilde finden, welche jedoch alle den Namen Golgi-Körper verdienen, so glaube ich, dass die Bezeichnung Golgi-Körper aufgefasst werden muss als ein Sammelbegriff für chemische und physikalische Prozesse, bei denen aus mikroskopisch scheinbar gleichartigen, doch in Wirklichkeit spezifisch gebauten Substanzen sehr verschiedene Produkte entstehen können.

d. N. VAN TIEL (Utrecht). Die Adsorption von Metallen und von Vitamin C an die Golgi-Körper in den Darmzellen von *Ascaris*.

Bekannt ist bisher das adsorptive Vermögen der Golgi-Körper bei *Ascaris* hinsichtlich Osmium, Silber und Eisenzucker (HIRSCH und BRETSCHNEIDER). Die Adsorption von Eisen wurde nun weiter untersucht mit einer vereinfachten Technik, wobei der auspräparierte überlebende Darm in eine Auflösung von Eisenzucker gelegt wurde. Schon nach 4 Minuten war die Eisenreaktion der Golgi-Körper nach TARTAKOWSKY positiv.

Versuche, bei denen eine geschlossene Darmschlinge in die Auflösung von Eisenzucker gegangen wurde, zeigen, dass auch durch die dicke Basalmembran das Eisen aufgenommen werden kann.

Da Eisenzucker selbst keine Eisenreaktion gibt, so muss der Eisenzucker in der Zelle abgebrochen werden. Dies geschieht nicht durch Enzyme, da die Adsorption von Eisen auch glückte bei 60° C und nach Fixation in 100% Alkohol. Wohl war in diesen Fällen die Adsorption nicht mehr so deutlich wie normalerweise; dies kann aber erklärt werden durch eine Ausflockung von Eiweiss im Plasma, wobei der Transport in der Zelle erschwert wird. Die Abspaltung der Eisenionen ist jedenfalls möglich durch die bei der TARTAKOWSKY-Reaktion gebrauchten $(\text{NH}_4)_2\text{S}$ und HCl.

Die Golgi-Körper zeigen auch eine Adsorption für freie Eisen-, Kupfer- und Goldionen, welche alle drei in Form von Salzlösungen den Zellen angeboten wurden. Teilweise wurde das Eisen auch an dem Fussplasma der Darmzelle adsorbiert. Adsorptionsfähigkeit ist also demnach eine allgemeine Eigenschaft der Golgi-Körper und spielt sicher eine wichtige Rolle beim normalen Stoffwechsel.

Hierbei spielt z.B. Vitamin C (Ascorbinsäure) eine wichtige Rolle. Die meisten Untersuchungen über Vitamin C wurden bisher getan an den Zellen der Säugetiere; hier sind die Golgi-Systeme meist klein und durch ihr Entstehen aus länglichen Praesubstanzen oft stark zusammenhängend; dadurch ist das Golgi-Feld unübersichtlich. In den Darmzellen von *Ascaris* dagegen liegen die Golgi-Körper einzeln und sind im Golgi-Felde weit verbreitet. Deshalb wurde gerade *Ascaris* zur Untersuchung des Verhaltens von Vitamin C gebraucht.

Ohne Hinzufügung von Ascorbinsäure zeigten die Golgi-Körper in den Darmzellen nur in einigen Fällen kleine schwarze Granula; diese kamen nur in geringer Anzahl an ihrer Oberfläche vor. Folgende Faktoren spielen bei der Adsorption eine Rolle: 1. ob Hungertiere oder frische Tiere aus dem Darm; 2. die verschiedenen Stadien der Entwicklung der Golgi-Substanz; 3. verschiedene Zeiten nach Aufnahme des Vitamin C; 4. die Stelle des Darmes, an welcher resorbiert wird; 5. der Aktivitätszustand der Zelle.

Bei frischen Tieren fand ich das Vitamin C als Granula in der Resorptionszone; es wurde jedoch, ebenso wie die Metall-

salze, auch durch die Basalmembran aufgenommen. Auch wurde das Vitamin C im Plasma gefunden. Besonders reichlich wird es adsorbiert an die Golgi-Körper und zwar in verschiedenen Formen: *a.* als kleine Körnchen an der Oberfläche der Golgi-Körper, *b.* als feinste Granula ziemlich gleichmässig im ganzen Golgi-Körper verteilt, *c.* ganz die Golgi-Körper durchimprägnierend und schliesslich, *d.* in einem Feld von Granula dicht um ein Golgi-System herum, das dann selbst nicht oder wohl imprägniert erschien. Ich erhielt aus den bisherigen Versuchen nur einen vorläufigen Eindruck eines Prozesses, den man folgendermassen charakterisieren kann: wahrscheinlich vollzieht sich eine immer stärkere Durchtränkung der Golgi-Körper mit dem Vitamin C; ob auch eine Emission von Vitamin C in das Plasma stattfindet, wie TONUTTI es beschreibt, ist noch nicht sicher.

Bei Tieren, die gehungert hatten, sieht man ein anderes Bild: hier finden sich mit Vitamin C durchimprägnierte Kappen und Ringe (Golgi-Externa) rund um die Golgi-Körper; zweitens Körper, welche im Internum und im Externum durchimprägniert sind.

Die Produkte der Golgi-Körper stapeln Vitamin C nicht mehr.

2. G. BARENDRECHT (Amsterdam). Sur l'intestin postérieur curieux d'une larve de Diptère (*Contarinia torquens* de M.) Va paraître comme publication dans ce journal.

Séance du 17 mai 1939 à Groningue

1. E. J. SLIJPER (Utrecht). Über das Blutgefässsystem und das Blut der Cetaceen.

Man hat häufig angenommen, dass das Blutgefässsystem der Cetaceen von der tauchenden Lebensweise sehr stark beansprucht werden sollte. Das relative Gewicht und die Form des Herzens, die Zahl der Trabeculae carnae in den Ventrikeln und die Ausdehnung des Windkesselabschnitts der Arterien weisen dagegen darauf hin, dass das Herz der kleinen Zahnwalen nicht stärker und das Herz der grossen Cetaceen sogar viel weniger beansprucht wird, als das der Landsäugetiere. Dies steht wahrscheinlich mit dem sehr niedrigen Grundstoffwechsel der grossen Cetaceen im Zusammenhang. Im mikroskopischen Präparat zeigte die Schilddrüse von *Phocaena* dagegen ein äusserst aktives Bild, etwa wie die Winterschilddrüse mancher Vögel und

Säugetiere. Vielleicht haben diese Tiere einen ziemlich hohen Grundstoffwechsel.

Die Gefässplexus der Cetaceen wurden mikroskopisch untersucht. Die Plexusarterien gehören alle zum muskulösen Typus. Vergleicht man das Tauchen der Cetaceen mit einem Valsalva-Experiment, so wäre daraus zu schliessen, dass die Plexus wahrscheinlich die Aufgabe haben, die sehr grossen und schnellen Schwankungen des Blutdrucks beim Tauchen und Auftauchen herabzusetzen.

Die Gesamtmenge des Blutes, der Hämoglobingehalt und die Zahl der Erythrocyten stimmen bei den grossen Cetaceen ungefähr mit den Verhältnissen bei den Landsäugetieren überein. Bei den Odontoceti sind die Zahlen viel höher. Weil das relative Milzgewicht sehr gering ist, findet eine intensive Erythrophagocytose in den Lymphknoten der kleinen Odontoceti statt, und zwar hauptsächlich durch die eosinophil granulierten Zellen, Histiocyten und Reticulumzellen.

Die Anpassungserscheinungen des Blutgefässsystems und des Blutes der Cetaceen werden in ihrer Ausbildung in erster Linie von der absoluten Grösse der Tiere (Grundstoffwechsel) beeinflusst; die Tiefe des Tauchens spielt nur eine untergeordnete Rolle.

2. Mlle M. M. M. BROEKEMA (Groningen). Sur l'influence de la température et de la salinité sur la crevette. (*Crangon vulgaris* L.).
3. E. H. HAZELHOFF (Groningen) (zugleich im Namen von Herrn L. VAN DAM). Über die Ausnutzung des Sauerstoffs bei verschiedenen Wassertieren.

Bei vielen Würmern, Krebsen, Schnecken, Tintenfischen und Fischen ist der Sauerstoffgehalt des Expirationswassers sehr viel niedriger als der des Inspirationswassers; die Sauerstoffausnutzung betrug hier im Mittel 53%, in einigen Fällen sogar mehr als 80%. Diese Tiere pumpen offenbar nicht mehr Wasser an den Kiemen entlang, als für eine ausreichende Versorgung mit Sauerstoff notwendig ist.

Ganz anders verhalten sich die Partikelfresser (Schwämme, Aszidien und Muscheln): die Ausnutzung betrug hier im Mittel nur 13%, in einigen Fällen sogar nur 2%. Der Nahrungserwerb erfordert hier die Verarbeitung einer sehr viel grösseren Wassermenge, als für die Sauerstoffversorgung notwendig sein würde.

Bei einigen nicht-Partikelfressern (*Calappa granulata*, *Octopus vulgaris*, einigen Fischen) blieb die prozentuale Sauerstoffausnutzung auch im sauerstoffarmen Wasser sehr hoch; es ist klar, dass die Kiemen dieser Tierarten einen ganz ausgezeichneten Diffusionsapparat darstellen müssen. Für die Teleosteerkiemen gilt:

1. dass Blut- und Wasserströmung in und an den Kiemenblättchen zweiter Ordnung entlang entgegengesetzt gerichtet sind (Gegenstromprinzip);

2. dass es keine einzige weite Verbindung zwischen dem In- und Expirationsraum gibt; und

3. dass die Wasserströmung an den Kiemen entlang nicht intermittierend, sondern kontinuierlich ist.

4. E. H. HAZELHOFF (Groningen). Über die Wasserströmungen in der Kiemenhöhle von *Cancer pagurus*.

Da auch die Brachyura eine hohe Sauerstoffausnutzung haben, liegt es auf der Hand, einmal nachzuprüfen, ob auch hier das Gegenstromprinzip verwirklicht ist und weiter, ob auch bei diesen Tieren keine einzige weite Verbindung zwischen In- und Expirationsraum vorkommt. Es erwies sich, dass Beides zutrifft.

Um die natürlichen Lagerungsverhältnisse der Kiemen in der Kiemenhöhle einwandfrei festzustellen, wurden 1 bis 2 cm dicke „Gefrierschnitte“ angefertigt, die noch im gefrorenen Zustand untersucht wurden. — Überraschend zweckmässige Strukturen fanden sich basal an der Lateralseite der Kiemen, wo ein genügender Abschluss des Expirationsraumes erreicht werden musste, ohne dass die Ventilation der daselbst vorkommenden Kiemenblättchen beeinträchtigt wurde. — Gleichartige Strukturen wurden auch bei einer grossen Zahl weiterer Brachyurenarten aufgefunden.

Séance du 21 octobre 1939 à Utrecht.

1. H. C. REDEKE et A. DEN DULK Jr. Sur les Ostracodes de la faune néerlandaise.

Vient de paraître comme publication dans ce journal.

2. S. DIJKGRAAF (Groningen). Neue Untersuchungen über die Physiologie der Hautsinnesorgane bei Fischen (mit Film). Vom Temperatursinn der Fische war bisher nur sehr wenig

bekannt. Durch Dressurversuche konnte festgestellt werden, dass Elritzen und andere Fische Temperaturschwankungen um maximal 1°C gut wahrzunehmen vermögen; die untere Schwelle des Temperatursinnes liegt bei $0,05^{\circ}\text{C}$. Sowohl Erwärmung als Abkühlung werden wahrgenommen und zwar – wie aus Differenzdressuren hervorgeht – als zwei qualitativ verschiedene Sinneseindrücke. Wie beim Menschen können wir also auch beim Fisch Wärme- und Kältesinn unterscheiden, wobei die Frage, ob diesen beiden Sinnen auch zwei (anatomisch differente) Sinnesorgane entsprechen einstweilen offen bleibt. Der auf Grund neuerer Ergebnisse bei der Aktionsstromableitung vom Seitennerven gezogene Schluss, die Seitenlinie sei an der Temperaturwahrnehmung beteiligt, ist unrichtig: sowohl der Wärme- als der Kältesinn haben ihren Sitz ausschliesslich in sensiblen Spinalnervenendigungen in der Haut. Bei übermässiger Wärmereizung tritt Temperaturschmerz auf.

Im Anschluss an den Vortrag gelangte ein im Zoologischen Institut der Universität Groningen aufgenommener Film über die Funktion verschiedener Hautsinnesorgane (Seitenlinie, Tastsinn, Geschmackssinn, Temperatursinn) der Fische zur Vorführung.

3. L. TINBERGEN (Den Helder). Versuche über die Regulierung der Magensaftabsonderung bei *Rana esculenta* L.

Ziel der Versuche war einen Beitrag zu liefern zur vergleichenden Physiologie der Regulierung der Magensaftabsonderung bei den niederen Vertebraten.

Die Problemstellung geschah mit Hilfe der Ergebnisse an höheren Vertebraten. Hier fand man eine Stimulierung der Magensaftsekretion auf Sinnesreize, welche vor und während der Nahrungsaufnahme im Kopf perzipiert werden („erste Phase“) sowie auf chemische und mechanische Reize, die auf ungeklärte Weise im Magen („zweite Phase“) oder im zwölffingerigen Darm („dritte Phase“) empfangen werden (vergl. BABKINS Zusammenfassung 1928).

Bei *Rana esculenta* L. untersuchte ich die Wirkung dieser Reize auf die Pepsinabsonderung im Oesophagus. Ich folgte nicht der gebräuchlichen Fistelmethode, sondern gewann den Oesophagussaft im intakten Tiere mittels einer Modifikation der alten RÉAUMURSchen Technik. Schwammstückchen wurden in den Oesophagus-Magenraum gebracht, danach herausgezogen und

auf ihren Pepsingehalt analysiert. Aus Kontrollversuchen ging hervor, dass die Methode quantitativ verwendbare Resultate lieferte.

Zu den Versuchen wurden nur Tiere mit leerem Magen gewählt. Jedes Tier empfing einmal den zu untersuchenden Reiz und wurde einmal als Kontrolle verwendet.

Das Vorkommen einer ersten Phase konnte weder bei Anbietung der optischen Reize, die von der Beute ausgesandt werden, noch bei Anbietung von Geschmacksreizen, noch bei Anbietung sämtlicher Reize des Fangens und Verschlingens einer Beute festgestellt werden. Im Einklang hiermit steht FRIEDMANS (J. cell. comp. Physiol. 5, 83 und 10, 37). Beobachtung, dass elektrische Reizung des Nervus vagus keine Magensaftabsonderung hervorruft, des Nervus splanchnicus aber wohl.

Was die zweite und dritte Phase anbelangt, ein Einfluss chemischer Reize, die entweder im Oesophagus und Magen oder im Duodenum perzipiert werden, wurde gleichfalls nicht gefunden. Sehr ausgeprägt war aber der stimulierende Einfluss von mechanischer Reizung der Oesophagus- und Magenwand. Diese Erscheinung war FRIEDMAN auch bekannt; er untersuchte den Mechanismus der Reizung und schloss auf einen spinalen Reflex.

Séance du 25 Novembre 1939 à Leyde.

1. C. O. VAN REGTEREN ALTENA (Amsterdam). Sur quelques représentants récents et fossiles du genre *Cerithidea* (Gastéropodes) des Indes Orientales.
Voir Zool. Meded. ou Temminckia 1940 et Leidsche Geol. Meded. XII, 1940.
2. H. J. JORDAN (Utrecht). Structure colloïdale et fonction du muscle lisse.
Voir H. J. JORDAN, Z. f. mikr.-anat. Forschung 45, 46 (1939);
H. J. JORDAN & P. J. KIPP, Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam 42, 849 (1939).
3. D. DRESDEN Jr. (Utrecht). Pharynx regeneration in *Polycelis nigra*.

Among the Triclad, *Polycelis nigra* has been scarcely investigated on its capability of regeneration, contrary to most Planarian species. With this rather new object the regeneration of one definite organ, the pharynx, has recently been studied.

To this purpose the development of isolated posterior halves was watched. Furthermore the way in which the wound (caused by the transversal fission) closed was paid attention to.

This appeared to correspond entirely with what STEINMANN found in *Planaria*:

1. Closure by muscular contraction waves.
2. Provisional closure by secretion of mucus (and parenchyma cells).
3. Definitive closure, by the skin.

It was found that the pharynx regenerated "as soon as possible", at the cost of e.g. the copulation organs.

The former mouth and pharynx sheath remained completely intact. Within about 14 days the regeneration of the pharynx was finished and its tissues differentiated soon thereafter.

The presence of pigment in the centre of the regeneration bud points to the migration of regeneration cells from other places to this bud, dragging along with them the subcutaneous pigment.

Finally it was possible to distinguish two phases in the process:

1. The regeneration phase, during which the formation of new organs and tissues is the most important process.
2. The morphallaxis phase, during which the remoulding of the old organs and tissues is of chief importance.

4. G. STIASNY (Leiden). Kurze Mitteilung über Rindenkorallen (Gorgonarien).

Es gibt zwei Hauptverbreitungszentra von Rindenkorallen, das eine im Malayischen Archipel, das andere in Westindien. Nach der Auffassung KÜKENTHAL's ist die Verbreitung der Gorgonarien ausgegangen vom Malayischen Archipel und sind viele Arten auf langen Wanderwegen, selbst über das Kap der Guten Hoffnung, nach Westindien gelangt. Der Vortragende kann sich dieser Anschauung nicht anschliessen und hält Wanderungen in einem derartigen Ausmasse für unannehmbar. Nach seiner Ansicht standen die in der gegenwärtigen Zeit getrennten Faunen in früheren Erdperioden in direkter, kontinuierlicher Verbindung durch einen mesozoischen Ozean, die Tethys. Wie ist nun die Zusammensetzung der zwischen beiden genannten Gebieten lebenden Gorgonarienfauna? Hat sie auch den Charakter einer Relictenfauna des alten Tethysmeeres? Bei genauerer Untersuchung der Literatur zeigte es sich, dass man diese Frage zur

Zeit noch gar nicht beantworten kann, da die Gorgonarienfauna des ganzen Zwischengebietes, besonders aber die von den Afrikanischen Küsten, noch viel zu wenig untersucht ist. Darum hat sich der Vortragende in den letzten Jahren insbesondere mit dem Studium der Gorgonarienfauna Afrikas beschäftigt.

Die bisher vorliegenden Untersuchungsergebnisse zahlreicher Sammlungen aus dem ganzen afrikanischen Küstengebiete scheinen der Relictentheorie günstiger zu sein als der Küken-thal'schen Auffassung.

BEOBACHTUNGEN UND VERSUCHE ÜBER DAS SINNESLEBEN UND DIE INTELLIGENZ BEI EINEM PALMENROLLER (ARCTOGALIDIA STIGMATICA)

VON

FLORRIE HEUBEL

AUS DEM LABORATORIUM FÜR TIERPSYCHOLOGIE DER KÖNIGL. ZOOLOG. GESELL-
SCHAFT "NATURA ARTIS MAGISTRA" IN AMSTERDAM

INHALTSÜBERSICHT

	Seite
I. Biologische Notizen über Palmenroller in ihrer natürlichen Umgebung	370
II. Beschreibung des Versuchstieres und Einleitung der Versuche	376
III. Versuche über die Rangordnung der Sinne	378
1) Einleitung	378
2) Der Gesichtssinn	378
a) Ist das Tier imstande, rein optisch ein leeres Glas von einem Glas mit Futter zu unterscheiden?	379
b) Ist das Tier imstande, im Dunkeln rein optisch ein leeres von einem vollen Glas zu unterscheiden?	381
3) Der Geruchssinn	383
a) Ist das Tier imstande, von zwei schwarzen Gläsern, die in einer Entfernung von 1 m auf dem Brett umgekehrt sind, das Glas mit dem Futter zu finden?	383
b) Ist das Tier imstande, von zwei umgekehrten Blumentöpfen von 4,5 cm Höhe und 4 cm Durchmesser, die in 1 m Entfernung auf dem Brett in einer 2 cm dicken Sandschicht stehen, gleich den Topf mit Futter zu finden?	383
c) Ist das Tier imstande, von zwei umgekehrten Blumentöpfen, die in einer Entfernung von 1 m auf dem Brett in einer 2 cm dicken Sandschicht stehen, die Töpfe mit Futter zu finden, wenn die Löcher der Töpfe mit Gips verschlossen sind?	384
4) Der Gehörsinn	384
a) Wendet das Tier sich in einer Entfernung von 2 m gleich der Klappe zu, wo es einen Laut wahrgenommen hat?	385
b) Wendet das Tier sich auch bei der Wahl zwischen drei Klappen zur Klappe, wo es einen Laut wahrgenommen hat?	387
c) Wählt das Tier richtig zwischen drei Klappen, wenn es einen sehr leisen Laut wahrgenommen hat?	388

	Seite
IV. Versuche über die Unterscheidung zwischen schwarz und weiss	389
1. Methode: Darbietung zweier quadratischer Kartonstücke in einer Entfernung von 25 cm	389
2. Methode: Wahl zwischen einem weissen und einem schwarzen Glas in 1 m Entfernung auf dem Brett in 2 cm dickem Sand	391
3. Methode: Wahl zwischen zwei Würfeln in einer Entfernung von 1 m auf dem Brett	392
4. Methode: Zwei Kasten, einer mit einem weissen, einer mit einem schwarzen Kartonstück markiert, stehen in einer Entfernung von 1 m auf dem Brette	392
V. Versuche über die Intelligenz	394
1) Der Experimentator wird als Versteck benutzt	395
a) Handöffnungsversuche	395
b) Taschenversuche	395
2) Versuche bei denen ein Gegenstand umgestülpt wurde	396
a) Blumentopfversuch	396
3) Versuche bei denen Futter in einem geschlossenen Behälter versteckt wurde	396
a) Der Kastenversuch	396
4) Das Futter ist ausserhalb der Reichweite des Tieres offen niedergelegt	397
a) Futter-am-Bindfaden-Versuch nach unten	397
b) Futter-am-Bindfaden-Versuch nach oben	397
c) Futter-am-Bindfaden-Versuch in wagerechter Richtung	397
5) Das Futter ist ausserhalb der Reichweite des Tieres versteckt niedergelegt	398
a) Eine Kiste mit angebundenem Bindfaden steht auf einem Tisch	398
6) Schiebtürversuche	399
a) Hinter einer geschlossenen Schiebetür wird Futter niedergelegt	399
VI. Zusammenfassung	399
Literaturverzeichnis	400

I. BIOLOGISCHE NOTIZEN ÜBER PALMENROLLER IN IHRER NATÜRLICHEN UMGEBUNG

Bei meinem Aufenthalt in Indien hat mich die Gruppe der Palmenroller (*Paradoxurus* F. Cuv.) besonders interessiert. Diese Tiere sind im ganzen Archipel stark vertreten. Sie sind Halbsohlengänger, der hintere Teil ihrer Fusswurzeln ist nackt und warzig aufgetrieben. Vorder- und Hinterfüsse haben je fünf Zehen mit mehr oder weniger einziehbaren Krallen. Der Schwanz ist lang, sehr empfindlich, manchmal ein wenig eingerollt, dient jedoch vorwiegend als Balanzier- und daneben wegen seiner grossen Empfindlichkeit wahrscheinlich auch als Tastorgan. Beim Klettern in den Bäumen wird er immer gerade

nach hinten gehalten, nie als Greiforgan benutzt. Die Augen sind ziemlich gross, bei Beleuchtung im Dunkeln rot leuchtend, ein deutlicher Beweis dafür, dass die Tiere echte Nachttiere sind. Die Augen eines Nachttieres strahlen in der Nacht ein helles Rot aus; je mehr ein Tier ein Nachttier ist, desto röter leuchten die Augen.¹⁾

Die Malaien nennen jetzt die *Paradoxurus*-Arten im allgemeinen „*Luwak*“ oder *Musang* (früher auch *Tangelung*). Alle *Paradoxurus*-Arten (*Paradoxurus hermaphroditus*; *Paradoxurus leucomystax*; *Paradoxurus trivigatus*) sind richtige Nachttiere. Den Tag verschlafen sie zusammengerollt in Bäumen und in Höhlen usw., aber gegen Abend fängt das rege Leben an. Besonders lieben sie Kaffeebohnen und Ananasfrüchte, aber auch Eier und Jungen vieler Vögel. Am Tage sieht man häufig in den Kaffeeplantagen die weisslichen Kotklumpen dieser Tiere auf dem Boden liegen. Das Tier geniesst die fleischige saftige Hülle der reifsten und schönsten Kaffeebohnen, gibt dann die Kerne wieder von sich und sorgt also auf diese Art für die Verbreitung der Kaffeebohnen. Abends sieht man häufig die Palmenroller die Strasse überqueren, in den Ästen der Bäume herumspringen oder schnell davonlaufen. Des Nachts hört man sie auf den Dächern ihr Wesen treiben. Wegen ihrer Schädlichkeit (Anbeissen von Früchten, Töten von Vögeln) werden sie von den Eingeborenen verfolgt.

Nach BREHM (1920) sollen die Tiere 4–6 Junge werfen. Selbst habe ich nur Würfe von 1–3 Tieren gesehen. Wann die Wurfzeit des Palmenrollers ist, lässt sich ziemlich schwer sagen; man brachte mir Junge am 1. Februar, 2. April, 4. Juni, 15. Mai und am 1. November. Hieraus könnte man folgern, dass die Tiere zweimal jährlich werfen, nämlich der 1. Wurf in den Monaten April, Mai, Juni und der 2. Wurf in den Monaten November und vielleicht Dezember. Am häufigsten wurde mir *Paradoxurus hermaphroditus* und *Paradoxurus leucomystax* gebracht; nur einmal bekam ich einen jungen *Arctogalidia stigmatica* (früher von VAN BALEN *Paradoxurus stigmaticus* genannt).

Jung eingefangene Tiere (2–3 Tage alt) können gut mit der Saugflasche grossgezogen werden; die Augen sind dann noch ganz geschlossen. Den grössten Teil des Tages verbringen die Tiere schlafend und wie wir nachher ausführlicher besprechen

¹⁾ Wer einmal in der Wildnis Tigeraugen gesehen hat, wird das Rotleuchten derselben nicht leicht vergessen.

werden, wird ein Unterschied zwischen Licht und Dunkel dann noch nicht empfunden. In diesen Tagen ist die Bewegung hauptsächlich auf das Suchen von Wärme und Nahrung gerichtet: Wärme- und Tastsinn stehen in den ersten 4-5 Lebenstagen im Vordergrund. Sobald die Tiere die Wärme eines Gegenstandes bemerken (z.B. eine Hand oder den Körper von einem anderen Tier), fangen sie an, daran zu saugen. Dabei ist der Milchtritt (die erste deutliche Pfotenbewegung) sowie das Lecken schon gleich zu beobachten. Nicht nur der Saugstöpsel der Flasche wird beleckt, sondern auch die Körper der Geschwister oder ein im Käfig liegendes Tuch. Am 5. Tage sind die Augen schon halb, am 6.-7. Tage ganz offen.

Am 10. Lebenstage sind die Jungen bereits viel lebhafter und lebenslustiger und sie stehen schon kräftig auf den Hinterbeinen. Der Laut klingt leise stöhnend: „hm, hm“; nur bei Hunger ist er sehr durchdringend hoch. Der Laut entspricht also auch schon hier, abgesehen von der Körperkraft der Tiere, der Intensität des Affektes. In diesem Alter wird von den Tieren auch schon ein geringer Unterschied zwischen Licht und Dunkel empfunden. Der Vogelkäfig, in welchem sie gehalten wurden, war teilweise mit einem schwarzen Lappen zugedeckt, während das Tageslicht den anderen Teil des Käfigs erleuchtete. Wenn sie sich im dunklen Teil des Käfigs befanden, schliefen sie sofort ein, während sie an der hellen Seite unruhig herumkrochen und schliesslich ermüdet einschliefen. Ausser der Flasche bekamen sie jetzt auch schon zerkleinerte Bananen mit Milch und Zucker.

Nach dem 15. Lebenstage kletterten die Tiere schon am Käfig hoch. Auch konnte jetzt bisweilen Lautwahrnehmung beobachtet werden. Wenn die Tiere von einander gekommen oder getrennt waren, versuchten sie sich nämlich dadurch zu finden, dass sie der Richtung der von den andern ausgestossenen Laute folgten.

Am 16. Lebenstage wurde ausser Milch und Banane auch etwas Ei und feingemahlenes Fleisch verzehrt. Zum ersten Mal hörte ich bei einem Tier, das Hunger hatte, einen neuen Ton, welcher den Tönen der älteren Tiere ähnlich war und den ich als „Zirpen“ bezeichnen möchte. In diesem Alter wurden Gegenstände nicht nur beleckt, sondern auch schon angebissen und gekratzt. Ihre Nägel waren bereits normal scharf.

Am 18. Tage konnte ich zum ersten Male deutliche Schnupperbewegungen feststellen. Schnüffelnd wurden nämlich ausser dem Futter auch andere Gegenstände, z.B. ein Tuch, eine

Kiste, usw. untersucht. Eines der Tiere folgte sogar schnuppernd auf einige Meter meiner Spur. Wahrscheinlich ist der Geruchssinn schon vom ersten Lebenstage an funktionsfähig, dann aber ausschliesslich im Dienste des Nahrungstriebes. Bei Erweiterung des Interessenkreises, welcher sich jeden Tag mehr ausdehnte, traten andere Geruchsreaktionen hervor. Das Tier brauchte jetzt nicht mehr die Flasche, sondern konnte schon von einem Schüsselchen fressen.

Am 20. Lebenstage entfernte es sich bereits 4–6 m vom Käfig und fand ihn mittels des Geruchssinnes zurück. Schnuppernd wurde dabei die Nase auf den Boden gedrückt und die Spur verfolgt. Der Geruchssinn ist in diesem Alter schon sehr stark entwickelt, der Gesichtssinn jedoch noch wenig.

Schon nach einigen Monaten schnüffeln die Palmenroller überall herum, klettern in Gardinen, auf Stühle, Tische usw. und fangen Insekten und andere Tiere. Eigentümlich ist dabei, dass sie gerne Blumen aus Vasen herausholen, diese teils zerreißen und teils verzehren. Das habe ich im ganzen bei etwa 20 Palmenroller feststellen können. Vielleicht kann dieses Verhalten folgendermassen erklärt werden: Sobald ein Palmenroller an einen ihm vorher unbekannten Ort kommt, wird jeder Gegenstand beschnüffelt. Auf diese Weise macht er sich mit seiner neuen Umgebung völlig vertraut; besonders interessiert er sich dabei für Gegenstände, welche stark geruchlich markiert sind. Wenn er nun an einem ihm vertrauten Ort irgend einen Gegenstand findet, welcher ihn geruchlich reizt, wird auch dann dieser neue Gegenstand gleich beschnüffelt. Daneben sind die Palmenroller ausserordentlich spiellustig; jeder Gegenstand wird also nicht nur beschnüffelt, sondern auch gern angebissen. Wenn der Gegenstand bei Berührung unbeweglich bleibt, ist das Interesse bald vorüber und geht das Tier weiter. Bewegt sich das Objekt, wie z.B. ein Ball, eine Gardine usw., dann hat der Palmenroller sein Vergnügen daran, beisst es und spielt eine Zeitlang weiter. Blumen und Pflanzen duften mehr oder weniger, werden also geruchlich sofort bemerkt; spiellustig, wie die Tiere sind, fangen sie dann gleich an, vorsichtig an den Blumen zu beissen. Durch die Berührung bewegen die Blumen, kitzeln ihm dabei die Nase, wodurch der Palmenroller immer lustiger wird; er zieht und zerrt und reisst alles aus der Vase. Beim Kosten der Blumen wird Unterschied gemacht: gutschmeckende werden verzehrt, andere Blumen lässt er liegen.

Interessant ist das Verhalten gegenüber bestimmten Personen. Eines meiner Tiere („*Humphrey*“ genannt) zeigte grosses Interesse für jede sich bewegende Person und konnte sie bald von einander unterscheiden. Bei mir im Hause waren täglich 5 Personen beschäftigt, nämlich die Haushälterin (Babu), den Gärtner, zwei Kinder und ich. Da ich mich ziemlich viel mit diesem Tier beschäftigte, war ich die beliebteste Person. Zuerst folgte es meinen Bewegungen, sowohl im Hause als im Garten. Sehr bald folgte es auch meiner Spur, zuerst nur im Hause, dann im Garten und zuletzt auch ausserhalb des Gartens. Oft kam es vor, dass ich, wenn ich mich in einem 5 Minuten entfernten Hause befand, plötzlich von meinem Palmenroller überrascht wurde, der langsam schnüffelnd meiner Spur gefolgt war. Wenn er mich dann in einer Entfernung von 1 m erkannte, kletterte er freudig murmelnd meinem Bein entlang auf meinen Schoss. An zweiter Stelle in Beliebtheit stand meine Haushälterin, die dem Tiere immer das Essen gab. Der Palmenroller folgte ihren Schritten im Hause und im Garten, nie aber ausserhalb desselben. Gegenüber den Kindern sowie dem Gärtner gegenüber verhielt sich das Tier fast ebenso. Hier war also die beschränkende Wirkung eines Territoriums (ein Teil des Gartens) stärker als die Anziehungskraft der Person. Etwas Ähnliches beobachtete ich bei einem anderen Palmenroller, der sehr bald Rachitis bekam. Als das Tier noch gesund war, folgte es mir im Hause und draussen überall. Durch seine Krankheit wurde es aber immer mehr in seinen Bewegungen gehemmt, wodurch es meiner Spur nur noch mit der grössten Mühe folgen konnte. Manchmal blieb das Tier 10 Minuten ermüdet auf dem Boden liegen, um dann wieder einige Schritte weiter meiner Spur zu folgen. Das Tier hatte aber nicht eher Ruhe, bevor es mich gefunden hatte, wobei es sich dann unter meinen Stuhl legte. Beim Gehen liess es immer ein traurig klingendes Zirpen hören, das zweifellos ein Verlangen ausdrückte. Sobald es mich nämlich erreicht hatte, blieb es unter meinem Stuhl liegen und war ganz still. Kaum hatte ich mich aber wieder erhoben, so fing das Zirpen wieder an und das Tier folgte meiner Spur langsam wieder von neuem.

Wie schon erwähnt, sind die Palmenroller richtige Omnivoren. Von meiner Haushälterin bekamen sie Fleisch, Reis, Gemüse, Früchte usw. Gegen Abend erhaschten sie sich selbst im Hause Insekten, Frösche, fliegende Termiten (Larongs),

Käfer, sogar einmal eine kleine Schlange, ferner Mäuse und junge Vögel. Meistens wurde dabei das Futter nicht auf der Stelle selbst aufgefressen, sondern im Munde einige Meter fortgeschleppt und vorzugsweise im Dunkeln verzehrt. MÜLLER (1930) beschreibt bei seinem Steinmarder (*Mustela foina* E.) ein echtes Vorrätesammeln, wobei der Marder jedes einzelne ihm dargereichte Fleischstückchen sofort in die Kiste hineintrug und mit diesem Einsammeln fortfuhr, bis der dargebotene Vorrat erschöpft war und dann erst zu fressen anfang. Ein solches Verhalten habe ich bei meinen Tieren nicht beobachtet.

Was die Lautäusserungen des Palmenrollers betrifft, können wir schon nach einigen Monaten deutlich verschiedene Laute unterscheiden. MÜLLER (1930) unterscheidet deren drei bei seinem Steinmarder, nämlich „Murmeln“, „Zirpen“ und „Kreischen“. Da diese Bezeichnung dieser Laute mit den Lautäusserungen meiner Tiere übereinstimmt, habe ich sie vergleichungshalber übernommen.

Das eigenartige Murmeln, das von BREHM (1930) als wohl-lautendes „Kuk-Kuk“ bezeichnet wurde, gibt man am besten wieder, indem man mit geschlossenem Munde den Buchstaben „M“ schnell nacheinander aus der Kehle ertönen lässt. Wie auch MÜLLER bei seinem Steinmarder beschreibt, verleiht das Tier hier einer gewissen Ungeduld Ausdruck. Oft hört man das Murmeln, wenn das Tier langsam suchend überall schnüffelnd umhergeht. Zwischendurch werden dann auch noch verschieden hohe Töne ausgestossen, welche manchmal immer schneller und höher wiederholt werden. Das Tier lässt dann ein hohes quiekendes Zirpen hören, wodurch ein Verlangen, manchmal starker Art, zum Ausdruck gebracht wird. Man hört dieses ungeduldige Zirpen immer, wenn das Tier das Futter riecht und nicht erreichen kann. Sobald es das Futter aber bekommen hat, hört es damit auf.

Ein Kreischen oder besser gesagt einen Wutschrei habe ich in der Nacht oft wahrgenommen, wenn verschiedene Palmenroller auf meinem Dach sich stritten. Schliesslich ist noch eine Art Keuchen oder Fauchen zu hören, wenn plötzlich ein Fremder vor dem Tiere steht. Diesen Laut können wir als einen Schreck-Drohlaute bezeichnen.

II. BESCHREIBUNG DES VERSUCHSTIERES UND EINLEITUNG
DER VERSUCHE

Mein Wunsch war jetzt, mich mehr eingehend mit Palmenrollern zu beschäftigen, zumal, da frühere Forscher sich in psychologischer Hinsicht nie mit *Paradoxurus* beschäftigt haben.

Da sich in Ostindien keine weitere Gelegenheit dazu bot, entschloss ich mich nach meiner Rückkehr in Holland, im Zoologischen Garten der Gesellschaft „Natura Artis Magistra“ diese Tiere weiter zu untersuchen.¹⁾ Leider waren die dortigen Exemplaren schon zu gross und infolgedessen scheu und bissig. Nur ein den *Paradoxurus*-Arten nahe verwandter *Arctogalidia stigmatica* schien mir wegen seiner Zähmheit geeignet und wurde deshalb als Versuchstier gewählt. Die Art ist selten, und ihre Lebensweise noch sehr wenig bekannt. Zu meinem Bedauern bekam ich nur einmal ein Junges von *Arctogalidia*, das bald einging. Nach meinen Beobachtungen bestehen keine Unterschiede in der Lebensweise der verschiedenen Arten.

Am 6. Mai 1938 traf dieser *Arctogalidia stigmatica* (♂), nicht älter als höchstens ein halbes Jahr, aus Indien im Amsterdamer Zoologischen Garten ein. Mitte Juni 1939 war es mir möglich, mich eingehender mit diesem Tier zu beschäftigen. Zu dieser Zeit war das Tier schon ausgewachsen, lief aber schlecht mit einer Hinterpfote und konnte demnach fast gar nicht klettern. Besonders wertvoll war, dass das Tier völlig zahm war; ich konnte es daher ohne Mühe fangen und auf meinem Arm nach einem Innenkäfig der Fasanerie tragen. Dieser Käfig war 3.50 m lang und 2.80 m breit. Ausser einem Baum, einer Kiste und einem Brett befand sich nichts in diesem Verschlage. Obwohl dieser Raum viel grösser und schöner als sein früherer war, kam das Tier nur selten aus seiner Kiste heraus und schlief meistens dort. Das Gehen durch den dicken Sand kostete ihm offenbar zu viel Mühe.

Da das Tier sich nach einer Woche immer noch wenig rührte, entschloss ich mich, es in mein Zimmer zu bringen. Jetzt wurde klar, wie eine neue Umgebung für das Verhalten eines Tieres grosse Bedeutung haben kann. Nachdem das Tier sich nämlich

1) Herrn Dr. A. L. J. SUNIER, Direktor des Zoologischen Gartens, danke ich aufs beste für die Erlaubnis, mit dem Tier zu experimentieren, ebenso spreche ich Herrn Dr. J. A. BIERENS DE HAAN meinen herzlichen Dank aus.

in meinem Zimmer zuerst in eine dunkle Ecke weggeduckt hatte, zeigte es sehr bald grosses Interesse für verschiedene Gegenstände. Zuerst wurde ein kleiner Affenkäfig, der ihn geruchlich sehr interessierte, beschnuppert. Nachdem es diesen Käfig von aussen gut berochen hatte, kletterte das Tier sehr vorsichtig hinein und beschnüffelte wieder alles, bis es sich geruchlich völlig damit vertraut gemacht hatte. Dann wurden Waschgefäss, Stuhl, Tisch usw. beschnuppert und jeder einzelne Gegenstand behutsam betrachtet. Einen Augenblick spielte das Tier mit einer Schnur, bald aber kamen Stuhl, Tisch, Bücherschrank und Schreibtisch an die Reihe; jeder Gegenstand, gross oder klein, wurde beschnuppert. Auf diese Weise machte das Tier sich mit seiner neuen Umgebung vertraut und bereits nach einigen Tagen hatte sich sein Verhalten völlig geändert. Es zeigte ein grosses Interesse für seine neue Umgebung und wurde lebhaft und lustig.

Menschen gegenüber blieb das Tier völlig zahm; es bevorzugte aber sehr bald einige Personen vor andern. Anfänglich folgte es jeder Person, die in dem Käfig auf und ab ging. Bald änderte sich aber sein Verhalten. Als dann der Wärter, der ihm jeden Tag Futter gab, und ich zusammen in dem Verschlag hin- und hergingen, lief das Tier bald einmal zu dem Wärter, bald zu mir hin. Eine spezielle Bevorzugung eines von uns bestand also nicht. Wenn aber ein ihm bisher unbekannter Wärter hineintrat, so beschnüffelte das Tier ihn erst vorsichtig-zögernd, aber doch neugierig. Wenn wir uns dann in Bewegung setzten, folgte das Tier mir auf dem Fusse, dabei die Augen auf den Wärter gerichtet. Hier machte das Tier also einen Unterschied zwischen ihm mehr oder weniger vertrauten Personen.

Wenn man eine Banane in den Käfig warf, suchte das Tier diese in einer Entfernung von $\frac{1}{2}$ bis 3 m osmatisch auf. Manchmal lief es schnuppernd an dem Stückchen Banane vorbei, hatte es also offenbar nicht gewittert. Der Gesichtssinn spielte bei diesem Suchen eine sehr geringe Rolle. Die Schale der Banane wurde auch verschluckt und der unverzehrt Teil nachher in Form brauner Bälle wieder ausgespuckt. Ähnliches Verhalten beobachtete ich beim Verzehren von Äpfeln, Wurzeln, usw. Ein Hühnerei im Käfig wurde in einer Entfernung von 1 m bemerkt, gleich in den Mund genommen, einige Meter mitgeschleppt und dort entzweigebissen und ausgetrunken, wobei das Tier den Kopf emporgerichtet hielt.

Wir wollen jetzt versuchen, auf folgende Fragen eine Antwort zu bekommen:

A. Welches ist bei *Arctogalidia stigmatica* die Bedeutung und die biologische Rangfolge der Sinnesorgane?

B. Ist es möglich, das Tier auf Farbenunterschiede zu dressieren?

C. Wie steht es mit seiner Intelligenz?

III. VERSUCHE ÜBER DIE RANGORDNUNG DER SINNE

1. *Einleitung.*

Was geschieht, wenn wir ein junges Küken (2 oder 3 Tage alt) in den Verschlag des Palmenrollers setzen?

Der Palmenroller geht schnüffelnd im Verschlage umher; plötzlich hat er im Sand geruchlich etwas wahrgenommen, bleibt stehen, schnuppert stark und folgt der Spur. Sein ganzes Benehmen hat sich geändert; mit der Nase auf dem Boden wird jetzt die Spur eifrig verfolgt. Noch ist er einige Meter vom Küken entfernt. Dieses bleibt unbeweglich sitzen, der Palmenroller erblickt es plötzlich in einer Entfernung von 1 m, im nächsten Augenblick hat er es besprungen und durch Durchbeißen des Halswirbels getötet.

Bleibt das Küken aber nicht unbeweglich sitzen, sondern versucht es, sich zu entfernen, dann bemerkt er das Tierchen schon aus weiterer Entfernung: Mit einigen Sprüngen wird das Küken eingeholt, totgebissen und verzehrt.

Macht sich das Hühnchen durch Piepen bemerkbar, so wird der Laut sofort von dem Palmenroller wahrgenommen, durch vorsichtiges Heranschleichen (Kopf und Ohren dem Laut zugewandt) rasch optisch wahrgenommen und besprungen. Auch wenn das Küken nur ein einziges Mal piept, wird der Laut sofort wahrgenommen und darauf die Spur weiter geruchlich verfolgt.

Diese biologische Rangfolge (Gehör, Geruch, Gesicht) lässt sich gut verstehen, wenn man bedenkt, wie sich diese ausgesprochenen Nachttiere abends umhertreiben, um Nahrung zu erbeuten.

Der Reihe nach werden wir jetzt die Sinnesorgane einzeln betrachten und mit dem wenigst entwickelten Sinn anfangen.

2. *Der Gesichtssinn.*

Um den Gesichtssinn richtig beurteilen zu können, müssen wir

dafür sorgen, dass das Tier keine Geruchsreize wahrnehmen kann. Zu diesem Zweck nahm ich zwei kleine Geleegläser von 4 cm Durchmesser und 6 cm Höhe und stellte diese umgekehrt auf ein Brett in eine 2 cm dicke Sandschicht. Das erste Glas enthielt nichts, das zweite ein Stück Banane. Nach jedem Versuch wurden ausserhalb des Verschlags die Gläser mit Wasser gereinigt und das Brett mit neuem Sand bestreut. Die beiden Gläser wurden in 1 m Entfernung umgekehrt in den Sand gestellt und in den Verschlag hineingetragen. Auf diese Weise ist die geruchliche Wahrnehmung des Futters vollkommen ausgeschaltet.

Während ich das Brett am Ende des Käfigs auf den Boden stellte, war das Tier jedes Mal noch eifrig damit beschäftigt, den Eingang des Verschlags zu beschnüffeln. Meistenteils war ich schon längst mit meinen Vorbereitungen für den Versuch fertig, wonach ich mich hinter das Brett an die Mauer des Verschlags stellte, als das Tier vom Eingang aus sich langsam nach der Mitte bewegte, um seine Wahl zu treffen.

Die Frage ist nun:

a. Ist das Tier imstande, rein optisch ein leeres Glas von einem Glas mit Futter zu unterscheiden?

Bei 40 Versuchen am 1. Tage wählte das Tier 23 mal (also 57,5 %) richtig und 17 mal (42,5 %) falsch. Dabei zeigte sich, dass es grosse Mühe hatte, das Stück Banane unter dem Glas zu sehen.

Einige Versuchsprotokolle seien wiedergegeben:

1. Versuch: Das Tier (Loukie genannt), nähert sich den Gläsern, beschnüffelt das Glas mit dem Futter, wendet sich ab, beriecht jetzt das leere Glas, besieht es von allen Seiten, nimmt offenbar nichts wahr und geht wieder nach dem vollen Glas zurück. Jetzt wird offenbar etwas wahrgenommen, jedoch wird das Glas nur zögernd umgeworfen und dann das Futter verspeist.

2. Versuch: Dieser hat ein ähnliches Ergebnis. Viermal läuft Loukie hin und her, bevor er das volle Glas zögernd umwirft.

3. Versuch: Beide Gläser werden von dem Tiere beschnuppert; schliesslich geht es enttäuscht weg.

4. Versuch: Das volle Glas wird berochen, das Tier nimmt nichts wahr, dreht sich um, geht gleich zu dem leeren Glase, nimmt aber auch hier nichts wahr, geht wieder zurück nach dem vollen Glas. Offenbar sieht es jetzt etwas, denn das Glas wird vorsichtig umgeworfen.

5. Versuch: In der Mitte zwischen beiden Gläsern wird gleich nach dem vollen Glas abgebogen und dieses wird von allen Seiten beschnüffelt. Loukie nimmt nichts wahr, wendet sich schnell nach dem anderen Glase, wirft dieses ohne weiteres um, bemerkt seinen Irrtum und läuft dann eilig zurück nach dem Glase mit dem Futter.

8. Versuch: Das volle Glas wird beschnüffelt, offenbar nimmt Loukie aber nichts wahr; er wendet sich gleich zu dem anderen Glase, hebt dieses vorsichtig mit der Pfote etwas hoch, riecht nichts, macht gleich wieder kehrt, wirft das Glas mit dem Futter um und frisst.

Nur einmal wurde am 1. Tage von der Mitte aus die Wahl gut getroffen, wobei das Tier erst nach beiden Seiten blickte, bevor es seine Wahl traf und sich nach dem Glase mit dem Futter wandte.

Am 2. Tage wurde bei 40 Versuchen 19 mal (47,5 %) gut und 21 mal (52,5 %) unrichtig gewählt. Das Verhalten des Tieres war ähnlich wie am vorigen Tage; erst nachdem olfaktorische Wahl sich als unmöglich erwies, wurde zögernd optisch gewählt.

Am 3. Tage war die Wahl genau 50 : 50, also zur Hälfte richtig, zur Hälfte falsch (siehe Abb. 1).

In diesen Tagen änderte sich das Verhalten also gar nicht.

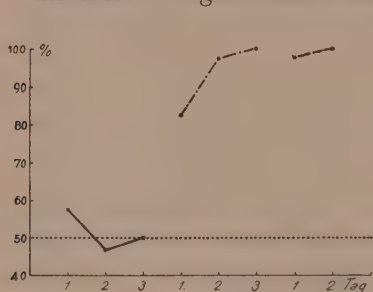


Abb. 1. Ergebnis der Wahlversuche bei optischer Wahrnehmung. Waagrecht: Versuchstage. Senkrecht: % richtige Wahl.

— Wahl bei Tageslicht.
 — Wahl im Dunkeln.
 --- Wiederholung der Versuche bei Tageslicht.

Es zeigte sich somit, dass das Tier nur mit Mühe dazu kommt optisch zu wählen, dabei aber noch manche Fehler macht. Bemerkenswert war, dass bisweilen, wenn das Tier das Glas umgeworfen hatte und das Stückchen Banane im Glas hängen blieb, es das Glas beleckte, anbiss und es manchmal sogar 1 m weit im Munde mitnahm, nicht aber verstand, das Stückchen mit seiner Pfote herauszuholen.

Die Antwort auf meine Frage, ob das Tier imstande ist, rein optisch ein leeres Glas von

einem Glas mit Futter zu unterscheiden, ist somit negativ. Es interessierte mich nun, ob das Tier als Nachttier sich bei ähnlichen Versuchen in einem dunklen Verschlag vielleicht anders verhalten würde.

Zu diesem Zweck wurde der ganze Verschlag mit Säcken behängt und über das gläserne Dach ein grosses schwarzes Zelttuch gelegt. Auf diese Weise wurde es in dem Verschlag so dunkel, dass ich beim Hineinkommen erst nach einigen Augenblicken die Gegenstände unterscheiden konnte. Es war mir gerade noch

möglich, das Tier im Dunkeln umherlaufen zu sehen und die zwei Gläser zu entdecken.

Ich stelle somit jetzt die Frage:

b. Ist das Tier imstande, im Dunkeln rein optisch das leere von dem vollen Glas zu unterscheiden?

Wie bei den vorigen Versuchen wurde jedes Mal das Futter in der Reihenfolge r-l-r-l-r-l-r-l verlegt, und auch weiter genau auf die im Vorstehenden beschriebene Weise vorgegangen.

Bemerkenswert war der Unterschied in dem Verhalten des Tieres im Licht und Dunkeln. Als echtes Nachttier war das Tier im Dunkeln äusserst lebhaft, spielte und rannte herum, biss mir in die Beine und zog mir die Schuhriemen los. Kurz, das Verhalten des Tieres hatte sich ganz geändert. Auch sein Wählen verlief nun ganz anders. Bei 40 Versuchen am ersten Tag wählte es nämlich 33 mal (82,5 %) richtig und 7 mal (17,5 %) falsch. Nur im Anfang war es etwas seitenstetig und bevorzugte das linke Glas; sehr schnell verschwand dies aber. Offenbar kostete es weit geringere Mühe, im Dunkeln das volle Glas von dem leeren zu unterscheiden als im Licht.

Am zweiten Tage wird bei 40 Versuchen 39 mal (97,5 %) gut und nur 1 mal (2,5 %) unrichtig gewählt, also fast 100 % gut.

Beispiel:

2. Versuch: Aus einer Entfernung von 40 cm schaut Loukie hin und her, wendet sich dann gleich dem Glas mit Futter zu und wirft es um. Zufälligerweise ist die Öffnung ganz mit Sand gefüllt, wodurch die Banane im Glase nicht mehr wahrzunehmen ist. Der Sand wird beschnüffelt; offenbar sieht oder riecht das Tier nichts und geht weg.

Dieser Vorfall wiederholte sich ziemlich oft, wodurch gezeigt wurde, dass das Tier im Dunkeln auf Abstand optisch wahrnehmen kann, doch wenn nach Umwerfen des Glases geruchlich nichts wahrnehmbar ist, gleich aufhört, weiter zu suchen. Wenn der Sand die Öffnung nicht ganz verschliesst, riecht das Tier etwas, steckt seine Schnauze gleich in den Sand hinein, findet das Stückchen Banane und verzehrt es.

Am dritten Tag hatte das Tier bei 20 Versuchen 20 mal (also 100 %) richtig gewählt und wandte sich dabei gleich dem Futter zu. Nur wenn es müde war, ging es von dem einen Glas zum andern und schaute hinein, ob das Glas Futter enthielt oder leer war.

Bei Kontrollversuchen mit zwei leeren Gläsern wurden die

Gläser wohl (manchmal bis zu 4-mal) beschnüffelt und beschaut, aber nicht umgeworfen. Daraus ergibt sich, dass die Gläser tatsächlich nur bei Wahrnehmen des Futters umgedreht wurden. Wir sehen demnach, dass der Palmenroller nach drei Tagen im Dunkeln seine Wahl 100% richtig trifft, während bei Tageslicht kaum die Hälfte guter Wahlen erreicht wird. Man darf aber nicht vergessen, dass die Versuche im Dunkeln in Anschluss an vorige Versuche bei Tageslicht angestellt wurden. Es ist also möglich, dass das Tier sich schon einigermassen in der optischen Wahrnehmung geübt hatte. Der Unterschied zwischen Wahl bei Tageslicht und im Dunkeln war aber zu gross und das Verhalten dabei zu verschieden, um das Resultat nur auf Übung zurückführen zu können. Als echtes Nachttier fällt es ihm viel bequemer, im Dunkeln optisch wahrzunehmen als am Tage, wenn das Tier unter natürlichen Verhältnissen meistens schläft.

Als ich jetzt, anschliessend an die Versuche im Dunkeln, die Versuche bei Tageslicht nochmals wiederholte, zeigte es sich, dass das Tier bei 50 Versuchen am ersten Tage gleich 49 mal (also 98%) und am zweiten Tage sogar 50 mal (also 100%) gut wählte (Abb. 1). Das Verhalten des Tieres bleibt jedoch ganz anders als bei den Versuchen im Dunkeln: Statt sich schon aus einer gewissen Entfernung gleich dem Glas mit Futter zuzuwenden, läuft es mehrere Male von dem einen Glas zum anderen. Erst nach langem Schauen und unsicherem Verhalten wird das Glas vorsichtig umgedreht. Obwohl es jetzt also gelernt hat, auch bei Tageslicht die Gläser zu unterscheiden, kostet dies ihm sehr viel Mühe.

Durch meine Versuche ist also nachgewiesen, dass bei völligem Ausschalten der anderen Sinnesorgane das Tier imstande ist, optisch seine Wahl zu treffen, was ihm im Dunkeln leicht, bei Tageslicht jedoch viel schwerer fällt.

3. *Der Geruchssinn.*

Versteckt man eine Banane in Sand oder unter einem Blatt, so wird die Banane in einer Entfernung von 20 cm bis 1,5 m geruchlich aufgespürt. Entweder hält das Tier beim Suchen den Kopf schnuppernd auf den Boden gedrückt oder hoch. Beim Hinlegen verschiedener Gegenstände (Futter und Scheinfutter) werden diese schon von weitem geruchlich bemerkt. In einer Entfernung von 1–1,5 m wendet das Tier sich gleich dem Futter

zu und beobachtet das Scheinfutter nicht weiter, ein Beweis also, dass der Geruchssinn beim Futtersuchen eine wichtige Rolle spielt.

Um den Geruchssinn genauer zu untersuchen, nahm ich zwei schwarze Gläser (6 cm hoch; 4 cm Durchmesser); in einem wurde Futter versteckt.

a. Ist das Tier imstande, von zwei schwarzen Gläsern, die in einer Entfernung von 1 m auf dem Brett umgekehrt sind, das Glas mit dem Futter zu finden?

Ein Glas enthält Futter (Banane), das andere ist leer. Nach jedem Versuch wird das Futterglas gewechselt (r-l-r-l-r-r-l-l-r-l) und wird das Brett wieder ausserhalb des Käfigs gewaschen. Das Futter wurde stets mit einer Pinzette auf das Brett gelegt, damit es nicht mit meinen Händen oder mit den benutzten Gegenständen in Berührung kommen könnte. Sobald das Brett mit den Gläsern zum Versuch fertig war, wurde das Ganze hereingetragen und an der Rückseite des Verschlages auf dem Boden gestellt.

In 50 Versuchen wurde stets nur das Glas mit dem Futter umgedreht, also eine 100%-ig gute Wahl ausgeführt (Taf. XV, Abb. 1). Bei 10 Kontrollversuchen mit zwei leeren Gläsern wurden die Gläser nicht umgedreht. Es ist demnach klar, dass der Palmenroller die Gläser nur umkehrt, wenn er geruchlich etwas wahrnimmt.

b. Ist das Tier imstande, von zwei umgekehrten Blumentöpfen von 4,5 cm Höhe und 4 cm Durchmesser, die in 1 m Entfernung auf dem Brett in einer 2 cm dicken Sandschicht stehen, gleich den Topf mit Futter zu finden?

Nach jeder Wahl wurde das Futter wieder gewechselt, der Sand auf dem Brett erneuert und die Töpfe gewaschen.

Bei der Wahl wurde der Topf vom Tiere zuerst von unten, dann von oben (bei der Öffnung im Topfboden) beschnüffelt, angebissen und zuletzt mühsam mit der Pfote weggeschoben, wodurch das Tier dann Gelegenheit bekam, schnell den Kopf unter den Topf zu stecken. Manchmal rollte dabei der Topf vom Brette herunter; in beiden Fällen kam das Futter frei. Erst allmählich lernte das Tier den Topf mit Hilfe seiner Pfoten umzukehren.

Bei 50 Versuchen wurde stets nur der Topf mit dem Futter

umgedreht; das Tier traf also auch hier eine 100%-ig richtige Wahl.

c. Ist das Tier imstande, von zwei umgekehrten Blumentöpfen, die in einer Entfernung von 1 m auf dem Brette in einer 2 cm dicken Sandschicht stehen, den Topf mit Futter zu finden, wenn die Löcher der Töpfe mit Gips verschlossen sind?

In beide Töpfe wurde jetzt Futter hineingelegt. Anfangs machte ich den Fehler, die Sandschicht nicht dick genug gemacht oder die Töpfe nicht gut genug gewaschen zu haben, wodurch das Tier beide Töpfe umwarf. Erst nachdem alles äusserst sorgfältig gereinigt und hingesetzt worden war, wurde bei 20 Versuchen weder ein Topf umgekehrt noch verschoben. Nach jedem Versuch bekam das Tier zur Belohnung ein Stückchen Banane.

Fassen wir diese Ergebnisse zusammen, so zeigt sich, dass der Palmenroller auch bei sehr geringen Geruchsreizen immer den guten Topf umkehrt, dass er aber, sobald die Geruchsempfindungen ganz ausgeschaltet sind, die Gegenstände nach gründlichem Beschnüffeln nicht weiter betrachtet.

4. *Der Gehörsinn.*

Durch das tägliche Arbeiten mit dem Palmenroller hatte ich der Zustand des Tieres nach einem Monat sehr geändert. Das Tier stand jetzt kräftig und gesund auf den Hinterbeinen, lief und kletterte sogar ausserordentlich schnell.

Anordnung für die Versuche über den Gehörsinn: In einem Verschlag (3,60 m lang, 1,40 m breit, 2 m hoch) wurde an der kurzen Seite fast am Ende des Käfigs eine 1,35 m lange und 0,30 m hohe Scheidewand angebracht; bei den Versuchen stellte ich mich hinter dieser Scheidewand. Um zu verhüten, dass das Tier durch ungewolltes Gebahren meinerseits beeinflusst wurde, war ein Tuch über die Scheidewand gespannt, wodurch ich für das Tier unsichtbar war. Diese Wand enthielt 5 Klappen, die von dem Tiere leicht aufgestossen werden konnten, wenn sie nicht von hinten unsichtbar verschlossen waren. Zur jetzigen Fragestellung wurden nur die beiden äussersten Türen benutzt, wobei ich hinter einer der Klappen in 60 cm Höhe einen Kieselstein in einen Topf mit Wasser fallen liess. Dieser Ton, ein hochklingendes „Tik“, sollte von dem Tier wahrgenommen



Abb. 1. Loukie wählt gleich das Glas mit dem Futter.



Abb. 2. Bei jedem Versuch wurde Loukie nach hinten gezogen, zog und zerzte während des Wartens aber stets an der Lein.



Abb. 3. Nach dem Wahrnehmen des Lautes hinter der Scheidewand mit den 5 Klappen wählte Loukie gleich die mittlere.

FLORRIE HEUBEL. Beobachtungen und Versuche über das Sinnesleben und die Intelligenz bei einem Palmenroller (*Arctogalidia stigmatica*).

werden. Hinter der Klappe war eine Belohnung, nämlich ein Stückchen Banane, zu finden. Die Stelle des Einwurfes wurde wieder in regelmässiger Folge gewechselt (r-l-r-l-r-r-l-l-r-l), damit das Tier sich nicht an eine bestimmte Stelle gewöhnen konnte. Beim Anfang eines Versuches wurde dem Tier ein Halsband umgelegt; eine lange Leine lief vom Halsband aus über eine Rolle wieder zu mir, s. Taf. XV, Abb. 2. Bei jedem Versuch wurde dann das Tier nach hinten gezogen (auf 2 m Entfernung von der Scheidewand mit den Klappen) und musste dort solange warten, bis die Vorbereitung des Versuches hinter der Scheidewand fertig war. Nur im Anfang war dem Tier das Wegziehen unangenehm, sodass es stark widerstrebte, bald gewöhnte es sich aber daran.

Sein Verhalten während des Wartens war interessant. Ein Hund würde in solchen Umständen ruhig abwarten, sich hinsetzen, interessiert zuschauen oder vielleicht ab und zu bellen. Der Palmenroller verhielt sich aber ganz anders. Immer zog und riss er an der Leine und sass keine Sekunde still. Bemerkte er dann plötzlich, dass die Leine nicht mehr gespannt war, so stürmte er gleich nach vorn und traf seine Wahl.

Ich stellte jetzt die Frage:

a. Wendet das Tier sich in einer Entfernung von 2 m gleich der Klappe zu, wo es einen Laut wahrgenommen hat?

Bei 25 Versuchen am ersten Versuchstag wurde 21 mal (also 84%) gut gewählt, wobei das Tier, nachdem es den „Tik“ wahrnahm, sich sofort dorthin richtete, das Türchen anfangs zögernd, bald aber sofort öffnete, das Futter fand und es verspeiste. Bei den übrigen 4 Malen drehte es den Kopf dem Laut zu, machte sich gleich auf den Weg, zögerte aber plötzlich in der Mitte, da es offenbar vergessen hatte, von welcher Seite der Laut kam. Das Tier schaute dann unentschlossen nach links und rechts, stürmte darauf nach einer Seite und lief dann, als es nach Beschnüfflung der Klappe seinen Irrtum bemerkt hatte, nach der anderen Seite. Diese Fehler sind teilweise auf das Unge wohnte dieser Umgebung (Leine, Halsband, Klappe) zurückzuführen.

Das Resultat des ersten Tages war somit, dass das Tier sich immer gleich dem Laut zuwandte, sich auf dem Wege nach den Klappen jedoch 4 mal irrte (16%) und eine verkehrte Wahl traf.

Am zweiten Tag wählte das Tier von 20 Versuchen nur 12

mal (also 60%) gut. Es war jetzt sehr unaufmerksam und ziemlich stark linksläufig. Bei 50 Versuchen am dritten Tage wählte es nur 8 mal (also 16%) gut. Bei den ersten 40 Versuchen dieses Tages zeigte es im Gegensatz zum vorigen Tag, eine starke Rechtsläufigkeit. Das Tier schien nicht mehr das geringste Interesse für den „Tik“-Laut zu haben. Sein Verhalten bei den letzten 20 Versuchen am 3. Tage war dagegen wieder sehr interessant. Beim Hören des Lautes wandte das Tier den Kopf dem Laut zu, blieb aber noch eine Zeitlang im Sand liegen, stand dann auf und lief ohne Zögern gleich zur richtigen Stelle. Die Zeitdauer nach dem Fallen des Kieselsteines bis zum Aufstehen des Tieres war 3 mal 25 Sek. und 5 mal 15 Sek.; nur zweimal, wobei das Tier offenbar zu lange liegen blieb (30 Sek.) wurde falsch gewählt. Zufall war hier völlig ausgeschlossen, da sein Verhalten trotz seiner Müdigkeit sicher und aufmerksam war. Die Grenze des Erinnerungsvermögens bei dieser „delayed reaction“ scheint also zwischen 25 und 30 Sek. zu liegen.

Am 4. Tag zeigte das Tier kein Interesse mehr für die Versuche. Bei 25 Versuchen wählte es nur noch links- oder rechtsläufig, wobei das Finden des Futters nur auf Zufall beruhte. Diesen Tag wählte es kein einziges Mal (also 0%) richtig.

Das Resultat ist demnach, dass der Palmenroller am ersten Tage 84% gut, dann 60%, 16% und letzten Endes 0% gut wählt.

Das Benehmen des Tieres war dabei, wie gesagt, sehr interessant. Sobald es am ersten Tag den Laut wahrnahm, wendete es sich mit voller Aufmerksamkeit dem Laut zu und zeigte einen scharf entwickelten Gehörsinn. Durch Gewöhnung an den Laut trat bald eine Art Gleichgültigkeit auf. Als ich dann aber den Ton des Lautes änderte (4 kleine Kieselsteine wurden in eine Büchse eingeschlossen und damit tüchtig geschüttelt), zeigte das Tier gleich wieder grosses Interesse für den Laut. Von 25 Versuchen wurde jetzt 24 mal (also 96%) gut gewählt. Wiederholte ich sodann den ersten Laut (den ins Wasser fallenden Stein), so wandte das Tier sich auch dann mit voller Aufmerksamkeit in 2 m Entfernung gleich dem Laut zu und machte bei 25 Versuchen nur einen Fehler.

Diese scharfe Lautwahrnehmung ist für diese Tiere in der Natur von grösster Bedeutung. Auf diese Weise werden Nahrung (allerhand Insekten, Frösche) und grössere Tiere (Feinde) bemerkt.

Jetzt stellen wir dieselbe Frage bei erschwerter Aufgabe:

b. Wendet das Tier sich auch bei der Wahl zwischen drei Klappen zur Klappe, wo es einen Laut wahrgenommen hat?

Die angewandte Methode war ähnlich wie bei den vorigen Versuchen, nur mit dem Unterschiede, dass ich statt 2, jetzt 3 Klappen benutzte. Die Stelle des Lautes wird in regelmässiger Folge gewechselt (r-m-l-r-m-l, usw.). Soll das Tier also bei 50 Versuchen 50 mal gut wählen, so muss es sich 17 mal der rechten, 17 mal der mittleren und 16 mal der linken Klappe zuwenden. Am ersten Tag wählte das Tier bei 50 Versuchen 15 mal rechts, 6 mal die mittlere Klappe und 12 mal links richtig. Im ganzen hat es also 33 mal (also 66%) gut gewählt. Dabei verhielt das Tier sich bei der Mittelklappe anders als bei den beiden äusseren; offenbar war ihm anfänglich die Mittelklappe fremd. Nachdem es sich nach dem Wahrnehmen des Lautes zuerst gleich der Mittelklappe zuwandte, änderte es am Ende doch noch seine Richtung und bog erst nach rechts und später nach links ab; erst später trat auch eine richtige Mittelwahl auf (Taf. XV, Abb. 3). Am zweiten Tage wählte es rechts 17 mal, in der Mitte 8 mal, links 14 mal gut. Wenn wir die Zahlen der Rechts- und Linkswahlen mit denen des vorigen Tages vergleichen, so stellt sich heraus, dass die Wahl am ersten Tag 88%, 35% und 75% und am zweiten Tag 100%, 47% und 87% richtig war. Am zweiten Tag stieg die richtige Wahl nach rechts also bis auf 100%. Wenden wir uns jetzt zu der mittleren Wahlstelle, so bleibt diese in beiden Fällen unter 50% richtig. Das Tier verhielt sich also jetzt wieder wie beim ersten Versuch; wichtig aber war, dass es bei genügender Aufmerksamkeit die drei Wahlen gleich gut ausführte. Die Gesamtzahl der richtigen Wahlen an den beiden Tagen ist 66% bzw. 78%. Wir sehen also (Abb. 2), dass im Gegensatz zu demjenigen, was wir am zweiten Tag im Versuch 1 beobachteten, die Kurve jetzt ge-

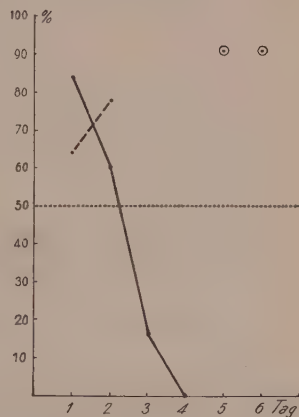


Abb. 2. Ergebnis der Lautorientierungsversuche.

— Wahl bei 2 Klappen.

--- Wahl bei 3 Klappen.

○ ○ Änderung des Lautes.

stiegen ist. Das Tier, dass sich bei dieser erschwerten Aufgabe noch nicht an die mittlere Klappe gewöhnt hatte, war am zweiten Tage hiermit völlig vertraut. Nachher aber zeigte es wieder bald Langeweile und sein Interesse für die Versuche nahm ab. Bei den Kontrollversuchen, wobei hinter allen Klappen Futter hingelegt war, wandte das Tier sich nur der Richtung des Lautes zu.

Die Frage, ob der Palmenroller 3 verschiedene Richtungen des Lautes richtig zu unterscheiden vermag, kann demnach positiv beantwortet werden.

Durch Umstände musste ich meine Arbeit einen Monat unterbrechen. Nach meiner Rückkehr wiederholte ich gleich die Lautversuche mit zwei Klappen, wobei das Tier von 40 Versuchen 34 mal (also 85 %) gut wählte. Darauf stellte ich dem Tier die folgende Aufgabe:

c. Wählt das Tier richtig zwischen drei Klappen, wenn es einen sehr leisen Laut wahrgenommen hat?

Die Arbeitsmethode war ähnlich wie bei Versuch 2. Statt der Kieselsteine und des Wassers nahm ich jetzt einen kleinen Kork von 2 cm Länge und 1,5 cm Durchmesser und liess diesen von 20 cm Höhe auf das Holz hinter den Klappen fallen. Dieser Laut war sehr leise; verschiedene Personen ausserhalb des Käfigs hörten das Fallen des Korkes nicht.

Am ersten Tag wählte das Tier bei 50 Versuchen 33 mal (also 66 %) gut. Anfänglich fiel es ihm schwer, sich wieder der Mittelklappe zuzuwenden. Am zweiten Tag wurde in 25 Versuchen 19 mal (76 %) gut gewählt, es hatte aber wenig Lust zum Arbeiten. Am dritten Tage verhielt es sich ähnlich und zeigte wenig Aufmerksamkeit. Dennoch wählte es in 25 Versuchen 21 mal (also 84 %) richtig. Bei der falschen Wahl konnte man deutlich sehen, wie das Tier zuerst den Kopf dem Laut zuwandte, dann jedoch verkehrt ging. Es hörte somit den Laut, hatte aber durch Gewöhnung an diesen sein Interesse verloren. Am vierten Tag wählte es in 50 Versuchen 39 mal (78 %) am fünften Tag 34 mal (68 %) und am sechsten Tag 16 mal (also 32 %) richtig. Jetzt

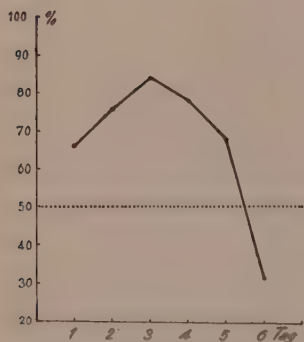


Abb. 3. Wahl bei leisem Ton.

war es kaum mehr möglich, das Tier zum Arbeiten zu bewegen. Es zeigte nicht das geringste Interesse für den Laut und blieb am liebsten im Sand liegen. Seine Wahl war auch bedeutend schlechter im Vergleich zu den vorigen Tagen (s. Abb. 3). Was die drei Klappen betrifft, war in seinem Verhalten dabei ein Unterschied zu beobachten. Aus den Kurven der Abb. 4 geht nämlich hervor, dass am ersten Tage rechts und links 76 und 75 % richtig gewählt wurden, bei der mittleren Klappe zuerst wieder nur 47 %. Am zweiten Tag hatte das Tier sich an die Mittelklappe gewöhnt und es ging beim Hören des Lautes mehr dieser als der rechten und linken Klappe zu. Am dritten Tag hatte es sich auch an den Laut gewöhnt und fing an, nachlässig zu werden, wählte aber trotzdem links und rechts gut (beide 100 %), die mittlere Klappe aber schlecht (50 %). Am vierten Tag war sein Verhalten ähnlich. Bereits am fünften Tag hatte es sich dermassen an die Lage gewöhnt, dass es sehr wenig Interesse mehr zeigte; am letzten Tage schliesslich hörte das Tier beinahe vollkommen zu arbeiten auf.

Die Antwort auf die Frage, ob das Tier sich auch der rechten, mittleren oder linken Klappe zuwenden kann, nachdem es einen sehr leisen Laut wahrgenommen hat, ist jedoch positiv. Eine Lautdressur gelang dabei aber nicht.

IV. VERSUCHE ÜBER DIE UNTERSCHIEDUNG ZWISCHEN SCHWARZ UND WEISS

1. *Methode: Darbietung zweier quadratischer Kartonstücke in einer Entfernung von 25 cm.*

Die Anordnung war ähnlich wie bei den vorigen Versuchen: 2 Klappen, und zwar die 2. und 4. Klappe des Apparates, wurden benutzt. Gerade oberhalb dieser Klappen wurden quadratische Kartonstücke von 20 zu 20 cm Grösse angebracht. Hinter der Klappe mit dem weissen Papier war eine Belohnung zu

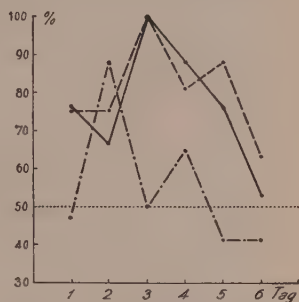


Abb. 4. Wahl bei 3 Klappen.
 — Wahl rechts.
 - - - Wahl in der Mitte.
 - - - Wahl links.

finden. Der Platz der Kartonstücke wurde in regelmässiger Folge gewechselt (s. Taf. XVI, Abb. 1).

Am ersten Tag wurde bei 50 Versuchen 12 mal (also 24 %) gut gewählt. Das Tier war dabei sehr aufgeregt; es rannte und kletterte hin und her, war einmal links- und dann wieder rechtsläufig. Hauptsächlich wandte es sich nach den früheren Klappen (1-3-5), welche jetzt aber verschlossen waren. Unentschlossen suchte es weiter und von einer Wahl war überhaupt nicht die Rede. Am zweiten Tag wählte es in 50 Versuchen 19 mal (also 38 %) gut. Das Verhalten war dabei ähnlich wie am ersten Tag. Am dritten Tag wählte es in 50 Versuchen 15 mal (also 30 %) gut, am vierten Tag 11 mal (22 %), am fünften Tag wieder 11 mal (22 %) und am sechsten Tag 12 mal (24 %) gut. Auch hier lag noch immer keine richtige Wahl vor; das Tier war immer noch zu aufgeregt und stark beweglich. Jeder Laut oder Gegenstand wurde mit Aufmerksamkeit betrachtet; das Tier näherte sich mit Vorsicht dem Gegenstand und beschnüffelte ihn, während die Papierstücke gar nicht beachtet wurden. Am siebenten Tag wählte es bei 50 Versuchen 16 mal (also 32 %) gut, am achten Tag 20 mal (40 %) und am neunten Tag bei 50 Versuchen 22 mal (also 44 %) gut. Die Kurve stieg also ein wenig an, blieb aber immer noch unter 50 %. Das Verhalten des Tieres änderte sich dabei nicht. Am zehnten Tage wählte es nur 15 mal (also 30 %), am elften Tag 17 mal (also 34 %) und am zwölften Tag 14 mal (28 %) gut. Da sich das Verhalten des Tieres nicht änderte, habe ich diese Versuche nicht weiter fortgesetzt (s. Abb. 5).

Interessant war es dabei, zu beobachten, wie das Tier sich das Futter hinter den Klappen wegholte. Anfänglich öffnete es die Klappen ausschliesslich mit dem Kopf, wobei es die Tür mit seiner Schnauze wegstiess; nur wenn das Futter schwieriger zu bekommen war, wurde eine Pfote benutzt. Wenn es dann aber das Futter noch nicht erreichen konnte, fing das Tier zu piepen an. War das Stückchen Banane hinter der Tür weggerutscht, so biss es energisch in das Holz; gelang es ihm dann noch nicht, das Stückchen zu bekommen, so versuchte das Tier es mit Hilfe seiner Pfote und der Schnauze. Ich schob dann von hinten das Stückchen nach der Mitte, damit der Palmenroller es erhaschen konnte. Bald lernte er ruhig vor der Klappe abzuwarten, bis ich das Futter nach der Mitte geschoben hatte. Das Tier hatte also durch Erfahrung gelernt, lieber ruhig zu warten, als selbständig zu versuchen, das Futter zu erlangen.

Als es mittels dieser Methode nicht gelang, das Tier auf Schwarz gegen Weiss zu dressieren, meinte ich anfangs, dass das Tier als typisches Boden- oder Klettertier die Nase im Gehen auf den Boden richte und die Papierstücke darum zu hoch



Abb. 1. Gerade oberhalb der 2. und 4. Klappe wurden die quadratischen Karton stücke (weiss und schwarz) angebracht. Bei dieser Methode wählte Loukie stets falsch.



Abb. 3. Loukie öffnete zwar den Kasten, lernte aber nicht, auf dieser Weise weiss gegen schwarz zu unterscheiden.



Abb. 2. Loukie wandte sich gleich dem weissen Glase zu.



Abb. 4. Nachdem Loukie in den Baum geklettert war, versuchte sie mit Hilfe ihrer Pfote den Bindfaden mit dem Futter heran zu holen.

(20 cm) vom Boden entfernt seien. Da jedoch ein Schlüssel auf einer Höhe von 1 m gleich bemerkt wurde, hätte er sehr bequem auch die Papierstücke sehen können.

Das negative Resultat der Schwarz-Weiss-Versuche hat also eine andere Ursache, die wir in den nächsten Versuchen erfassen werden.

2. *Methode: Wahl zwischen einem weissen und einem schwarzen Glas in 1 m Entfernung auf dem Brett in 2 cm dickem Sand.*

Schon früher wurde gezeigt, dass bei dieser Methode die Wahl nach Geruchsspuren ausgeschlossen ist. Ein Glas (6 cm hoch, Durchmesser 4 cm) wurde mit Ripolin schwarz, das andere weiss gemalt (s. Taf. XVI, Abb. 2).

Bereits am 1. Tag wurde bei 50 Versuchen 26 mal (also 52 %) gut gewählt. Zweimal blickte das Tier zuerst von der Mitte aus hin und her, bevor es die richtige Wahl ausführte. Das Tier war dabei nicht seitenstetig, zeigte auch kein Interesse für die Scheidewand. Am zweiten Tag wählte es bei 50 Versuchen 45 mal (90 %) und am dritten Tag 49 mal (also 98 %) gut, also fast 100 %. Es zeigte sich somit, dass das Tier in 3 Tagen und 150 Versuchen völlig auf Weiss dressiert worden war (s. Abb. 5). Als Kontrollversuche habe ich weisses Papier um das schwarze und schwarzes Papier um das weisse Glas gewickelt. Würde die Wahl vielleicht nicht optisch, sondern olfaktorisch gewesen sein (da nur das Futter unter dem weissen Glas hingelegt war) so hätte es sich jetzt dem schwarzumwickelten Glas zuwenden müssen. Das Resultat war, dass bei 25 Versuchen, wobei beide Gläser ein Stückchen Banane enthielten, das Tier sich immer dem weissen Glas zuwandte. Hiermit ist bewiesen, dass der Palmenroller

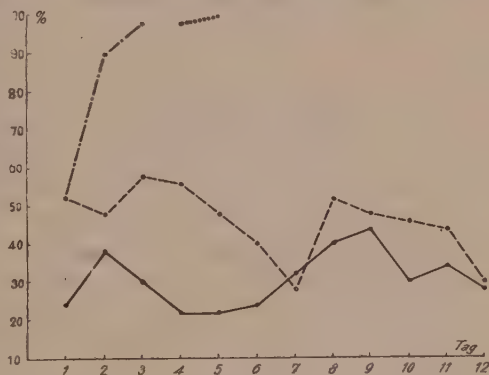


Abb. 5. Ergebnis der 4 Methoden der schwarz-weiss-Unterscheidung.

— Viereckige Papiere (schwarz-weiss).
 —•— Zwei Gläser.
 Zwei Würfel.
 ---- Zwei Kästen.

weiss von schwarz unterscheidet und sich dabei nach Weiss richten kann.

Wir sehen mithin, dass, während das Tier sich bei der 1. Methode mit zwei weissen und schwarzen Papieren in einer Scheidewand in 600 Versuchen nicht auf Weiss dressieren liess, nach der 2. Methode in 150 Versuchen eine Dressur auf Weiss gelang (s. Abb. 5). Offenbar fallen ihm zwei Gläser mehr auf als zwei Papierstücke in einer Scheidewand. Die Gläser haben als Gegenstand eine Bedeutung, während bei Methode 1 zwar das Brett gesehen wird, aber die zwei Platten in der Wahrnehmung wahrscheinlich nicht hervorspringen.

Da die Weiss-Dressur nach der 2. Methode gelungen ist, darf man erwarten, dass der Palmenroller sich jetzt auch einer anderen weissen Form zuwendet. Um dies zu untersuchen, nahm ich einen schwarzen und einen weissen Würfel je von 8 cm Höhe.

3. *Methode: Wahl zwischen zwei Würfeln in einer Entfernung von 1 m auf dem Brett.*

Am 1. Tage wurde bei 50 Versuchen gleich 49 mal (also fast 100%) gut gewählt. Nach jedem Versuch, bei welchem das Tier sich dem weissen Würfel zuwandte, bekam es von mir eine Belohnung. – Hiermit ist also gezeigt worden, dass, wenn von Gegenständen mit verschiedenen Formen einer die Dressurfarbe hat, das Tier sich mehr nach der Farbe als nach der Form richtet.

Die Frage ist jetzt: Wird die Dressur nach der 1. Methode vielleicht gelingen, nachdem das Tier schon auf einen weissen Gegenstand dressiert worden ist? Als Übergang von der Dressur der schwarzen und weissen Gläser (Methode 2) zu den schwarzen und weissen Papierstücken (Methode 1) benutzte ich dazu zwei Kasten, wobei auf den abfallenden Deckel (der etwas hervorsprang und dadurch leicht aufklappbar war) schwarze und weisse Kartonstücke (15 zu 15 cm) geschoben werden konnten. Die Kasten haben eine Grundfläche von 17×13 cm und sind hinten 12 cm hoch.

4. *Methode: Zwei Kasten, einer mit einem weissen, einer mit einem schwarzen Kartonstück markiert, stehen in einer Entfernung von 1 m auf dem Brett* (s. Taf. XVI, Abb. 3).

Jeden Tag wird das Futter in den anderen Kasten gelegt und

bei jedem Versuch die Stellung der Kasten geändert. Beim Öffnen beißt das Tier zuerst den Deckel und hebt diesen dann schnell mit der Pfote und Schnauze hoch. Am 1. Tag war das Tier völlig linksläufig. Am 3. Tag wählte es bei 50 Versuchen 29 mal (also 58%), am 4. Tag 28 mal (also 56%) richtig, fing dann aber wieder an, linksläufig zu werden. Am 5. Tag wurde es unaufmerksam, horchte bei jedem Laut scharf auf und interessierte sich für die Umgebung mehr als für die Versuche. Dabei wählte es von 50 Versuchen nur 24 mal (48%) gut, welcher Prozentsatz an den nächsten Tagen immer niedriger wurde (s. Abb. 5). Am 8. Tag stieg der Prozentsatz wieder bis auf 52%, fiel dann wieder in den nächsten Tagen immer mehr ab. Nach 500 Versuchen in 12 Tagen habe ich diese Versuche aufgegeben. Bei dieser Methode war das Resultat also völlig negativ; es gelang nicht, den Palmenroller in dieser Weise auf Weiss gegen Schwarz zu dressieren. Tabelle I gibt eine Übersicht über die Wahlzahlen der 4 Methoden. Die Prozentzahlen unten sind die Durchschnittszahlen, woraus hervor geht, dass nur die 2. und 3. Methode Erfolg hatten.

TABELLE I.

Richtiges Wählen bei den 4 Methoden der Schwarz-weiss-unterscheidung.

Versuchs- tag	Methode 1		Versuchs- tag	Methode 2		Versuchs- tag	Methode 3		Versuchs- tag	Methode 4	
	Anzahl	%		Anzahl	%		Anzahl	%		Anzahl	%
21 VIII	12	24	3 IX	26	52	6 IX	49	98	8 IX	13	52
22 VIII	19	38	4 IX	45	90	7 IX	50	100	9 IX	24	48
23 VIII	15	30	5 IX	49	98				10 IX	29	58
24 VIII	11	22							11 IX	14	56
25 VIII	11	22							12 IX	24	48
26 VIII	12	24							13 IX	10	40
28 VIII	16	32							14 IX	14	28
29 VIII	20	40							15 IX	26	52
30 VIII	22	44							16 IX	12	48
31 VIII	15	30							18 IX	23	46
1 IX	17	34							19 IX	22	44
2 IX	14	28							20 IX	15	30
		30,7%			80%			99%			45,8%

V. VERSUCHE ÜBER DIE INTELLIGENZ

Die Palmenroller gehören zu der grossen biologischen Gruppe der Baumtiere. BIERENS DE HAAN (1932) meint, bei dieser Gruppe eine ziemlich übereinstimmende angeborene psychische Struktur erwarten zu können, wobei die Tiere im allgemeinen eine mehr oder weniger grosse Übereinstimmung in den angeborenen Reaktionen besitzen. Bei Gefahr werden sie gleich in die Bäume flüchten, während ausgesprochene Bodentiere auf dem Boden zu entfliehen suchen.

Das Wahrnehmen in senkrechter Richtung fällt ihnen durch das Leben auf den Bäumen auch leichter als den Bodentieren. VON ALLESCH (1931) hat Versuche bei einem *Lemur* (als echtes Baumtier) angestellt, wobei er sich die Frage stellte, ob im allgemeinen bei einem solchen Baumtier die Umwelt „euklidisch geformt“ ist, d.h. ob der Raum in seinen drei Dimensionen für das Tier völlig gleichwertig ist. Bei seinen Versuchen wurde das Tier darauf dressiert, Futter unter dem am weitesten entfernten von zwei Kästen zu suchen, welche mit einer Tiefenentfernung von 30–40 cm auf dem Boden standen. Als dies gelungen war, wurde die Tiefenentfernung allmählich vermindert, bis schliesslich bei einer Entfernung von 10 cm das Tier in seiner Unterscheidung versagte. Ähnliche Versuche wurden jetzt mit senkrecht übereinander angebrachten Kästen angestellt, wobei das Tier anfangs wieder aufs neue lernen musste, den höchsten der beiden Kästen zu wählen. Zuerst mislangen die Versuche mit 30 cm Höhenentfernung zwischen beiden Kästen; erst bei einer Entfernung von 50 cm konnte das Tier auf den höheren dressiert werden. Als dies gelungen war, wurde die Tiefenentfernung allmählich auch hier wieder vermindert, wobei die Grenze der Unterscheidung jetzt erst bei 5 cm gefunden wurde. Die Leistung des Makis ist also senkrecht bedeutend besser als wagerecht. Bei ähnlichen mit Menschen angestellten Versuchen ergab sich, dass diese besser in wagerechter Richtung zu unterscheiden vermochten, als in senkrechter Richtung. Durch diese Versuchsergebnisse ist also bewiesen, dass die Raumrichtungen für die Tiere nicht gleichwertig sind und die Umwelt demnach nicht euklidisch geformt ist.

BIERENS DE HAAN (1932) hat in früheren Versuchen bei *Procyoniden* und einem Eichhörnchen untersucht, wie und unter

welchen Bedingungen die Tiere verschwundenes Futter wieder aufsuchen, und zwar wenn:

- a. die Person des Experimentators als Versteck benutzt wird,
- b. ein Gegenstand umgestülpt ist,
- c. ein Gegenstand verschlossen ist und
- d. das Futter ausserhalb des unmittelbaren Bereiches des Tieres versteckt worden ist.

Es zeigte sich dabei, dass die Tiere (zwei Wasch- und zwei Nasenbären) die erste Aufgabe gleich zu lösen wussten, während das Eichhörnchen nicht imstande war, das Futter zu finden, wenn es sich in der Hand oder in der Tasche des Experimentators befand. Das Umkehren eines Gegenstandes, unter welchem Futter versteckt ist oder das Öffnen einer Büchse fällt allen Tieren sehr leicht. Relativ leicht fällt es den Raubtieren auch, das in die Büchse geworfene Futter heranzuholen, indem sie die Büchse am Bindfaden heranziehen. Das Eichhörnchen versagte aber auch hierbei. Alle diese Unterschiede sind mehr oder weniger zu ihren natürlichen Reaktionen im Freileben in Beziehung zu bringen. Das Umkehren eines Gegenstandes ist für ein futtersuchendes Tier zweifellos eine mehr geläufige Handlung als das Heranziehen einer Büchse mit unsichtbarem Futter. Bemerkenswert ist es daher, dass die 4 Raubtiere diese Handlung gleich gut ausführten, obwohl sie sehr bestimmt eine ähnliche Handlung in ihrem Freileben nie ausgeführt hatten. Gewiss können wir denn auch sagen, dass im Suchen nach nicht direkt wahrnehmbarem Futter ein Intelligenzfaktor steckt. Tiere, welche unter bestimmten Umständen das Futter noch suchen, benehmen sich somit intelligenter als diejenigen, welche nicht suchen.

Ich habe dann ähnliche Versuche am Palmenroller angestellt.

1. *Der Experimentator wird als Versteck benutzt.*

a. Handöffnungsversuche.

Das Futter wird vor den Augen des Tieres in die Hand genommen und diese, wenn es zugreifen will, geschlossen.

Sofort macht das Tier mit der Schnauze, manchmal mit Hilfe der beiden Pfoten, meine Hand auf und nimmt das Futter heraus.

b. Taschenversuche.

Dem Tiere wird das Futter vorgehalten und dieses dann, wenn es zugreifen will, vor seinen Augen in die Tasche des Experimentators fallen gelassen.

Versuch 1. Das Tier sieht das Stückchen Banane und springt gleich vom Gitter auf mich zu. Nachdem es nichts in meinen Händen gefunden hat, schnüffelt es weiter herum und findet das Futter geruchlich in meiner Tasche von der Aussenseite. Zufälligerweise kommt es jetzt mit seiner Schnauze oben an meine Tasche, steckt gleich den Kopf hinein und findet das Bananestückchen.

Versuch 2. Vom Gitter aus wird gleich, nachdem das Tier eben meine Hand berochen hat, die Tasche beschnüffelt, der Kopf hineingesteckt und die Banane verseist.

Auch weitere Versuche verliefen ähnlich. Dabei kletterte das Tier entweder an meinen Beinen hoch oder es sprang vom Gitter aus gleich auf mich zu. Beide Aufgaben wurden also mit Leichtigkeit gelöst.

2. *Versuche, bei denen ein Gegenstand umgestülpt wurde.*

a. Blumentopfversuch.

Ein solcher wurde schon früher beim Geruchssinn beschrieben. Nachdem das Tier geruchlich etwas unter dem Topf wahrgenommen hat, wird der Topf mit Hilfe der Schnauze und der Pfoten weggeschoben oder umgeworfen. Ähnlich wie bei den Versuchen MULLERS (1930) kann man hier von einem primären Umkehren des Topfes sprechen.

3. *Versuche, bei welchen Futter in einem geschlossenen Behälter versteckt wurde.*

a. Der Kastenversuch.

Die Kasten sind mit einem abfallenden Deckel, der etwas hervorspringt und dadurch leicht aufklappbar ist, geschlossen.

1. Versuch. Das Tier klettert auf den Kasten, beschnüffelt ihn von allen Seiten, beißt ein wenig die Ecken, steckt dann seinen Kopf unter den Deckel und öffnet ihn mit Hilfe seiner Vorderpfoten.

2. Versuch. Das Tier beschnüffelt den Kasten von allen Seiten; nach 30 Sekunden findet es die Lösung.

3. Versuch. Zuerst wird die Seite etwas angebissen und nach 30 Sekunden geöffnet.

4. Versuch. Nach 10 Sekunden wird gleich mit Hilfe der Pfote der Kasten geöffnet.

Das Öffnen des Kastens wird also vom Tier ohne Schwierigkeit ausgeführt.

4. *Das Futter ist ausserhalb der Reichweite des Tieres offen niedergelegt.*

a. Futter-am-Bindfaden-Versuch nach unten.

Das Futter wird an einem über einen Ast gelegten Bindfaden in einer Entfernung von 1 m von Boden festgebunden. Das Futter hängt damit ausser Reichweite des Tieres und kann nur am freien Ende des Fadens, welches im Bereich des Tieres herunterhängt, herangezogen werden.

Die Frage ist also, ob das Tier sich das Futter auf diesem Wege heranholen kann.

Versuch 1. Das Tier läuft im Verschlage umher, bleibt unter der Banane stehen, richtet seinen Kopf hoch, beisst spielerisch in den Bindfaden, geht wieder weg, kommt dann zurück, zieht zuerst zögernd, bald energisch an dem Faden und erhält dadurch das Futter.

Versuch 2. Das Tier zieht das Futter, nachdem es dieses olfaktorisch wahrgenommen hat, gleich an dem Faden herunter.

b. Futter-am-Bindfaden-Versuch nach oben.

Das Futter wird an einen Bindfaden gebunden und in $\frac{1}{2}$ m Entfernung an einem Ast festgebunden.

Die Frage ist jetzt, ob auch hier das Tier, den Bindfaden hinaufziehend, das Futter zu sich heranholen kann.

Versuch 1. Das Tier riecht etwas, bleibt stehen, schaut nach oben, reckt seinen Körper aus, um auf diese Weise das Futter zu erreichen, aber es gelingt nicht; es schaut umher, geht dann weg nach dem Baum, klettert ohne Bedenken hinauf, erreicht in wenigen Sekunden den Ast, versucht jetzt mit Hilfe seiner Pfote den Bindfaden heran zuholen, was ihm gelingt (Taf. XVI, Abb. 4). Jetzt wird das Futter in den Mund genommen und das Tier will sich mit dem Futter entfernen. Da dies nicht gelingt (das Futter ist festgebunden), zieht das Tier 2 mal energisch an dem Faden. Wenn auch dies noch nicht hilft, frisst das Tier das Futter auf dem Ast auf. Die Zeitdauer ist 30 Sekunden.

Versuch 2. Ähnliches Verhalten. Die Zeitdauer betrug 15 Sekunden.

Wir sehen somit, dass in beiden Fällen das Futter gleich geholt wird, also ein primäres Erfassen stattfindet.

c. Futter-am-Bindfaden-Versuch in wagerechter Richtung.

Das Futter wird, an einem Bindfaden befestigt, ausserhalb der Reichweite des Tieres zwischen 2 Wänden niedergelegt. Nur das

lose Ende des Bindfadens liegt im Bereiche des Tieres auf dem Boden. Die Frage ist jetzt, ob das Tier auch in wagerechter Richtung das Futter auf indirektem Wege heranzuholen weiss.

Versuch 1. Das Tier riecht das Stückchen Banane, läuft längs der Holzwand, bleibt genau bei der Stelle, wo das Futter liegt, an der Aussenseite stehen, fängt dann an, etwas Sand wegzukratzen, hört aber bald damit auf. Dann geht es wieder zurück nach der Öffnung, kratzt auch hier etwas Sand weg, wodurch der Faden etwas angezogen wird, hört aber auch hier wieder auf. Plötzlich schiebt es, ganz unerwartet, durch festes Drücken mit dem Kopf die Wand etwas weg, wodurch es das Futter erreicht.

Versuch 2. Das Tier versucht gleich, das Brett wegzuschieben, aber wenn dies nicht sofort gelingt, hört es auf, weiter zu suchen.

Die Antwort auf meine Frage ist also negativ. Es zeigt sich, dass das Tier bei diesen wagerechten Bindfadenversuchen nicht fähig ist, Beziehungen zwischen den beiden Gegenständen zu erfassen, während es die Aufgabe in senkrechter Richtung dagegen primär zu lösen wusste. Bei einem solchen echten Baumtier wird dieses Verhalten durch seine natürliche Lebensweise verständlich.

5. *Das Futter ist ausserhalb der Reichweite des Tieres versteckt niedergelegt.*

a. Eine Kiste mit angebundenem Bindfaden steht auf einem Tisch.

Das Futter wird vor den Augen des Tieres in eine Kiste geworfen, die ausserhalb der Reichweite des Tieres auf einem Tisch steht und mittels eines angebundenen Bindfadens, dessen freies Ende im Bereiche des Tieres auf dem Boden liegt, herangezogen werden kann.

Die Frage ist nun, ob das Tier es versteht, das versteckte Futter auf diesem indirekten Weg heranzuholen. Direkt kann das Tier auch von der Seite das Futter nicht erreichen; es muss also den Bindfaden benutzen.

Wie zu erwarten war, war das Resultat völlig negativ: Das Tier gab sich nicht die geringste Mühe.

Im Vergleich mit meinen früheren Versuchen bei einem Känguruh (HEUBEL 1939), das ein typisches Bodentier ist, können wir feststellen, dass beiden Tieren, nachdem sie das Futter wahrgenommen haben, das Heranziehen desselben in senkrechter

Richtung nicht die geringste Mühe kostet, während der Versuch in wagerechter Richtung völlig scheitert.

6. Schiebetürversuche.

a. Hinter einer geschlossenen Schiebetür wird Futter niedergelegt.

Ein Stückchen Banane wird hinter eine Schiebetür, die zwei Verschlüsse verbindet, gelegt und die Tür dann gut zugeschoben.

Sobald der Palmenroller das Futter durch die Spalte riecht, fängt er eifrig zu kratzen an, wodurch die Tür sich öffnet und das Tier das Futter findet. Bei den nächsten Wiederholungen setzt das Tier sofort seine Pfote mit den Nägeln zwischen die Spalte und schiebt die Tür weg.

Es zeigt somit dabei ein primäres Erfassen.

VI. ZUSAMMENFASSUNG

Bei einem *Arctogalidia stigmatica* wurde die Rangordnung der Sinne untersucht. Es stellte sich heraus, dass der Gehör- und Geruchssinn sehr scharf entwickelt sind, der Gehörsinn dabei an erster, der Geruchssinn an zweiter, der Gesichtssinn an letzter Stelle kommt. Im Dunkeln ist das optische Wahrnehmen bedeutend besser als im Tageslicht. Untersuchungen über Weiss-Schwarz-Unterscheidung wurden mit 4 verschiedenen Methoden vorgenommen, wobei die Dressur auf Weiss bei deutlicher Form-Farbe-Unterscheidung in einigen Tagen gelingt, jedoch in anderen Fällen scheitert.

Weiter wurde die Intelligenz untersucht, wobei die Frage gestellt wurde, ob das Tier unter bestimmten Umständen das Futter noch sucht, mit anderen Worten, ob es mit primär oder sekundär erworbenem Verständnis die Situation beherrscht. Dabei zeigte es sich, dass das Tier die Aufgaben, wobei der Experimentator als Versteck benutzt, ein Gegenstand umgestülpt oder verschlossen wurde, sehr leicht löste. Wenn das Futter ausserhalb der Reichweite des Tieres offen hingelegt wurde, löste das Tier die Aufgabe wohl in senkrechter Richtung, nicht aber in wagerechter. Zum Schluss zeigte es ein primäres Erfassen bei Schiebetürversuchen.

LITERATURVERZEICHNIS

- ALLESCH, G. J. v., (1931): Zur nichteuklidischen Struktur des phänomenalen Raumes. Jena.
- BALEN, J. H. v., (1914): De dierenwereld van Insulinde.
- BIERENS DE HAAN, J. A., (1932): Über das Suchen nach verstecktem Futter bei einigen Procyoniden und einem Eichhörnchen. Z.f. vergl. Physiol. **17**.
- BREHM, A., (1930): Tierleben. (Herausgegeben von O. ZUR STRASSEN). Biographisches Institut Leipzig und Wien.
- HEUBEL, F. S., (1939): Beobachtungen und Versuche über das Sinnesleben und die Intelligenz eines *Macropus gigantus* Zimmermann. Bijdragen tot de Dierkunde.
- MÜLLER, D. v., (1930): Sinnesphysiologische und psychologische Untersuchungen an Musteliden. Z.f. vergl. Physiol. **12**.

EINE ÜBERSICHT DER ANGEBORENEN VERHALTUNGSWEISEN DES MITTEL-EUROPÄISCHEN KORMORANS (*PHALACROCORAX CARBO SINENSIS* [SHAW & NODD.]), IHRE FUNKTION, ONTOGENETISCHE ENTWICKLUNG UND PHYLOGENETISCHE HERKUNFT

VON

A. KORTLANDT

(UTRECHT).

INHALTSÜBERSICHT.

	Seite
I. Einleitung	401
II. Die Verhaltensweisen mit Selbsterhaltungsfunktion	402
III. Die Kampf-, Krö- und Rôôô-Verhaltensweisen	414
IV. Die Verhaltensweisen mit Fortpflanzungsfunktion	420
1. Die Brutvorbereitung	420
Die Paarung und die daraus ableitbaren Verhaltensweisen	421
Die Paarbildung	430
Der Nestbau	433
2. Das Brüten	436
3. Die Aufzucht der Jungen	437
V. Englische Zusammenfassung	441
Literaturverzeichnis	442

I. EINLEITUNG.

Die vorliegende Arbeit unterscheidet sich von meiner in „Ardea“ 1938 in holländischer Sprache erschienenen Veröffentlichung hauptsächlich dadurch, dass ich damals eine genaue Beschreibung der Ausdrucksbewegungen und Laute beabsichtigte und diese zu sehr aus dem Gesamtverhalten herausriß, wodurch ihre Funktionen in dem Ganzen nicht zu ihrem Recht kamen. Daher möchte ich diese Äusserungen und ihre Funktionen in der vorliegenden Arbeit kurz charakterisieren anstatt sie zu beschreiben und versuchen, ihre phylogenetischen Ursprünge anzugeben. Ein weiterer Unterschied zwischen beiden Arbeiten ligt darin begründet, dass ich jetzt (1939) weiss (nachdem ich ungefähr 2300 Stunden

Kormorane beobachtet habe), wodurch die Geschlechter sich bei der Paarbildung als solche erkennen lassen. Es hat mich viel Mühe gekostet, dies herauszufinden, was dem verwickelten Durcheinanderlaufen der Verhaltenssysteme zuzuschreiben ist.

II. DIE VERHALTUNGSWEISEN MIT SELBSTERHALTUNGS-FUNKTION.

Der Nahrungserwerb. Der Kormoran fängt fast ausschliesslich Fische, indem er mit grosser Gewandtheit taucht. Die meisten Fische holt er vom Boden herauf. Viele Scharben scheinen sich auf bestimmte Fischarten oder Gruppen zu spezialisieren (etwa Aal), aber auch das Wetter hat einen sehr grossen Einfluss, weil das Verhalten der Fische davon abhängt. Im zoologischen Garten „Artis“ (Amsterdam) und an der Zuiderzee ist manchmal beobachtet worden, wie der Kormoran auch Entenkücken frisst, ich selbst sah in „Artis“, dass ein Teichhuhnkücken „spielend“ gefangen, aber nicht verschluckt wurde. Einmal erhielt ich einen zuverlässigen Bericht über das Fangen und Fressen einer Wasserratte (*Arvicola amphibia* (L.)). Auf dem Balkan sollen die Kormorane oft fliegende Schwalben erbeuten (PORTIELJE 1927, BERNATZIK 1929). Gefangene Fische werden nicht sogleich verschluckt, insbesondere grosse Fische werden zuerst einige Zeit beknaabert, hochgeworfen und wieder aufgefangen, wahrscheinlich damit sie nicht allzusehr im Kropf zappeln. Dieses Verhalten ist die Fischknabberbewegung. Jedoch sieht man bisweilen Kormorane in der Kolonie ankommen, deren Hals zuckende Fische verrät. Sogar sah ich einmal, dass ein Junges beim Füttern einen lebenden Fisch auf den Boden fallen liess, der durch zuckende Bewegungen ins Wasser glitt und wieder davon schwamm! Bisweilen sieht man Scharben truppweise fischen. Sie bilden dabei keine Front und stellen keine Treibjagd an, vielmehr schwimmt der Trupp in unregelmässigem Zickzack hin und her. Wenn sie ans Ufer kommen, machen sie kehrt, wonach sie sozusagen hinter ihrem eigenen Netze weiter fischen.

Über die ontogenetische Entwicklung des Fischfangens sei bemerkt, dass schon kleine Jungen Fischknabberbewegungen machen. Später „scheinjagen“ sie auf Gegenstände auf dem Boden des Kolonieteichs, mit denen sie dann wie mit Fischen vorgehen, aber nicht verschlucken. Allmählich werden fisch-

ähnliche Gegenstände bevorzugt und danach endlich fangen die Jungen an, in der Umgegend der Kolonie lebende Fische zu fangen. Also wird der untergeordnete und am meisten spezialisierte Aktionsteil zuerst „spielend“ in Tätigkeit gestellt (und vielleicht eingeübt) und erst viel später reift dasjenige Aktionssystem, in dem dieser Teil seinen biologischen Sinn erfüllt. Zuerst also die Fischknabberbewegung, danach mit dieser Bewegung das Scheinjagen, zuletzt der Nahrungserwerb durch das Jagen, also genau umgekehrt, wie sich wahrscheinlich die phylogenetische Entwicklung vollzogen hat. Das Integrieren von Verhaltenssystemen in übergeordnete Systeme im Laufe der Ontogenie scheint fast immer das Gegenteil von dem, was das biogenetische Grundgesetz von HAECKEL für die Morphologie besagt, aufzuweisen (5 weitere Beispiele und eine Ausnahme im Nachstehenden). Selbstverständlich kann diese Behauptung sich nicht nur auf Kormoranstudien gründen.

Da der Kormoran seine Nahrung unter Wasser sucht und sich vorzugsweise auf dem Ufer oder auf im Wasser stehenden Pfählen aufhält, hält jeder Naturfreund ihn für einen ausgesprochenen Wasservogel. Doch ist dies eigentlich nicht richtig; der Kormoran ist sogar fast wasserscheu. Niemals wird er etwas im Wasser tun, wenn er dasselbe ebensogut auf dem Trocknen tun kann. Enten, Möwen und viele andere Wasservögel sieht man sehr oft auf dem Wasser schlafen, sich putzen, usw., bei den Scharben geschieht dies sehr selten; ich sah es durchschnittlich noch nicht einmal im Jahr.

Durch die sehr einfache Struktur des Gefieders (HEINROTH 1928) und der Federn (LEWIS 1929) werden Kormorane und Pelikane im Wasser nass, im Gegensatz zu anderen Wasservögeln. Sie sind also ihrem natürlichen Nahrungserwerb merkwürdig wenig angepasst. Nach dem Schwimmen werden schleunigst Flügel, Schwanz und Deckfedern durch eine eigentümliche und elegante Verhaltensweise getrocknet (Abb. 7, siehe Komfortverhalten).

Die Defäkation und Regurgitation gehören in natürlicher Folge zum Nahrungserwerb. Unverdauliche Fischgräten und -schuppen, sowie auch wohl zuviel gefangene Fische werden in Ballenform erbrochen mit nach unten gewandten weit geöffnetem Schnabel und widerlichem, heiserklingendem Laut. (Abb. 1). Gräten oder Fische, welche in der Kehle Schmerzen verursachen, werden durch Aufblasen und Zitterbewegungen

des Schlundes (die Nasenlöcher sind beim Kormoran geschlossen!) in eine schmerzlose Stellung gebracht oder mit raschem heftigem Kopfschütteln und lautem „Kchock“ oder „Kchack“ ausgehustet (Junge „Kchit“). Fällt das Erbrochene



Abb. 1. Erbrechen. *)

auf das Nest oder auf den Rücken eines anderen Kormorans, so wird es mit deutlicher Abscheu entfernt.

Es wird eine milchweisse Flüssigkeit oder eine dickere braune Substanz defäziert. Letztere wird mit demselben Ausdruck der Abscheu entfernt. Merkwürdigerweise ist die braune Substanz auch für den Menschen viel widerlicher als die weisse.

Das Gefahrentziehen. Der erwachsene Kormoran pflegt bei grosser Gefahr mit stark rauschendem Flügelschlag (stärkere Kraftentfaltung als gewöhnlich) fortzufliegen. Auf dem Wasser sieht man ihn bei drohender Gefahr oft untertauchen, um erst in grosser Entfernung wieder aufzutauchen. Bei Argwohn und Beunruhigung sieht man die mit Halsreckbewegungen begleitete Haltung von Abb. 2, welche in der Terminologie von HEINROTH Fluchtstimmung (nicht Flugstimmung!) andeuten würde, d.h. also Schreckaffekt. Wie alle Intentionshandlungen, möchte ich auch diese als ein ganz schwaches Streben auffassen. Ein Beispiel kann dies verdeutlichen:

Wenn ein Kormoran etwas Fremdartiges bemerkt, so sieht er, so lange die Neugier überwiegt und der Fluchtandrang noch

*) Die Abb. sind nach Photos hergestellt. Die Schriftleitung der Zeitschrift *Ardea* war so liebenswürdig, die Mehrzahl der Klischees zur Verfügung zu stellen.

schwach ist, argwöhnisch dorthin, wobei Halsreckbewegungen die Perzeption dadurch verbessern, dass sie eine Art Parallaxe entstehen lassen. Wird das Bedürfnis nach Sicherheit stärker aktiviert, so streckt das Tier den Hals weiter nach vorn, wobei der Schrecken über die Neugier allmählich überwiegt und verdrängt. Wird die Wahrnehmungsgestalt etwas mehr schreckenerregend, so läuft die Scharbe einige Schritte von der „Gefahr“ fort, oder schwimmt einige Dezimeter von ihr weg. Im Wesentlichen ist dies also schon Flüchten (sich von der Gefahr entfernen). Das hat natürlich noch keine praktische Bedeutung, da es nichts ausmacht, ob man sich 500 cm oder 530 cm von der Gefahr entfernt befindet. Bei steigendem Fluchtandrang wird der Vogel auffliegen,



Abb. 2. Sichern (der Beobachter ist die „Gefahr“).

ein Meter weiter sich wieder niederlassen und dann noch eine kleine Strecke davon schwimmen oder laufen. Jedoch hat auch dies noch nicht viel Wert zum Entrinnen der Gefahr.

Wir sehen also einen fließenden Übergang von der Intentionsbewegung (wobei gleichzeitig auch die Neugier eine Rolle spielt) über das unvollendete Streben zum vollendeten Streben hin, wobei das Tier sich schliesslich in einer Entfernung von Hunderten von Metern in Sicherheit bringt. Bei dieser kontinuierlichen Reihe ist zwischen den Extremen kein Wesens-, sondern nur ein Stärkeunterschied vorhanden, welcher bloss durch die Intensität der Aktivierung bestimmt wird. Die nicht durch eine wirkliche Handlung gefolgte Intentionsbewegung ist daher m.A. ein unvollendetes Streben, welches bereits genügt zum Abreagieren des minimal aufwallenden Dranges.

Etwas anderes ist es, wenn eine Intentionsbewegung gefolgt wird durch die normale zielerreichende Handlung. Dieses Verhalten weist dann auf die eigentümliche, jedoch in der tierpsychologischen Literatur wenig berücksichtigte Tatsache hin, dass der Drang durch ein bestimmtes Bedürfnis oder eine Wahrnehmungsgestalt gewöhnlich nicht auf einmal in voller Stärke aufwallt, sondern während einiger Sekunden, zuweilen auch schneller oder langsamer, allmählich anschwillt, bis das Tier in voller Aktion ist und sein Streben ausführt. „Der Appetit kommt beim Essen“. Die Handlung beginnt daher immer mit einem schwachen Streben (Intentionsbewegung) und kommt nur bei starker Aktivierung des Bedürfnisses weiter zur Entfaltung.

Die biologische Bedeutung der Intentionsbewegung ist m.A. nicht nur eine Art Mitteilungsfunktion, sondern manchmal auch eine Vorbereitung zu der kommenden Aktion („5th mark of behaviour“, McDUGALL 1936). Oft werden nämlich bei Intentionsbewegungen gerade diejenige Muskelgruppen in Tätigkeit gesetzt, welche bei den kommenden Handlungen viel Arbeit verrichten müssen. Vielleicht werden diese dann physiologisch auf die Arbeit vorbereitet. Wenn wir nach längerer Ruhe wieder in Aktion kommen, beginnen wir damit, uns zu recken, „um das Blut wieder strömen zu lassen“, wie man das auszudrücken pflegt. Aus Introspektion wissen wir dann, dass diese unwillkürliche Handlung einerseits subjektive Spannung oder Drang abreagiert und andererseits die Arbeitsfähigkeit unserer Muskeln, welche nach Schlaf oder Ruhe schlaff waren, zunehmen lässt. Weil das Recken funktionell betrachtet eine Vorbereitung zu einer Aktion ist, möchte ich es ebenfalls zu den Intentionsbewegungen rechnen (Siehe Komfortverhalten).

Meistens flüchten Kormorane truppweise, denn das Sehen von fortfliegenden Artgenossen erschreckt sie in der Regel mehr als die „Gefahr“ selbst. Ob eine Schar vor irgendetwas flüchten wird, hängt also nur von den scheuesten Artgenossen ab („Sympathetic induction and imitation“, McDUGALL).

Daunenjunge springen in einem Alter von ungefähr 3 bis 4 Wochen aus dem Neste, wenn man sich ihnen nähert, flüchten dann springend, kletternd, laufend und tauchend und finden sich nach Wiederherstellung der Ruhe mit grosser Klettergewandheit und vorzüglichem Orientierungsvermögen wieder heim.

Die Neugier kommt beim alten Vogel wohl niemals in

reiner Form vor, denn alles Fremdartige lässt zugleich auch die Angst vor dem Unbekannten entstehen. Das Ziel der Neugier ist die Verbesserung der Perzeption, damit das Tier weiss, was es eigentlich vor sich hat und ob es davor flüchten soll. Daher das Ausrecken und Einziehen des Halses, wodurch eine Parallaxe entsteht und der Nachteil des einäugigen Sehens wegfällt, ausserdem werden kleine neugiererregende Gegenstände beschnäbelt.

Ganz anders ist es bei den Nestjungen: sie können auf ihren ersten Streifzügen oder sogar auch schon auf dem Neste sich recht lange Zeit mit dem aufmerksamen Betrachten der Landschaft, dem Beschnäbeln von Ästen und Blättern, dem anfänglich vorsichtigen, dann kräftigeren Herumhantieren von Gegenständen und dem Hineinsehen in Rattenlöcher beschäftigen. Tatsächlich ist dieses sich vertraut machen mit ihrer Umwelt die Hauptbeschäftigung der jungen Tiere, da sie ja nicht viel anderes zu tun haben.

Das Komfortverhalten oder die Bequemlichkeits-suche. Hierzu rechne ich mit McDougall die Verhaltensweisen, womit kleine Unannehmlichkeiten beseitigt werden.

Beim Federnordnen, wobei der Schnabel als Kamm und der Schnabel und der Kopf als Bürste verwendet werden, wird wahrscheinlich auch das Ungeziefer entfernt, da kranke Kormorane, die sich nicht putzen, in zwei Tagen eine Unmenge Ungeziefer bekommen. Kopf und Hals werden mit den Fusszehen gekratzt (Abb. 3).

Diese ellipsenförmige Fussbewegung ist völlig stereotyp, daher wendet der Kormoran den Kopf solange, bis die zu kratzende Stelle an die Zehen gelangt. Komisch sind manchmal die Halswindungen, wenn er vergebens versucht, die rechte Kopfseite mit dem linken Fuss oder umgekehrt zu kratzen. Dieses Verhalten ist das einzige mir beim Kormoran bekannte Beispiel einer Verhaltensweise, die aus einem nicht stereotypen und einem stereotypen Handlungsteil besteht, also einer „Verschränkung einer Taxisbewegung und einer Instinkthandlung“ im Sinne von Lorenz und Tinbergen (1938). Andere Bewe-



Abb. 3. Kopf- und Halskratzen.

gungen mit immer gleichem Bewegungsablauf (abgesehen von Intensitätsunterschieden) kenne ich nicht mit Sicherheit; sie können vielleicht wohl alle den Umständen angepasst werden. Freilich ist es grundsätzlich immer möglich, dass in den anpassungsfähigen Bewegungen starre Teile versteckt sind, diese lassen sich jedoch nicht auffinden. Vielleicht bildet die Starrheit der Instinkthandlung nur bei spezialisierten Arten, wie Gänsen und Enten, die Regel.

Gebadet wird besonders bei warmem Wetter während der Mittagzeit; es dient also wohl zur Abkühlung, im Gegensatz zu vielen anderen Arten, die bei anfangendem Regen baden. Es besteht hauptsächlich aus einem Herumplanschen mit den Flügeln auf dem Wasser, sodass dies weit herumspritzt und das Tier pudelnass wird. Bei warmem Wetter sieht man auch oft „Kehlsackfächeln“ (Abb. 4), wobei der Kehlsack zittert und dadurch der Rachenhöhle Verdunstungswärme entzieht.



Abb. 4. Kehlsackfächeln.

Sowohl beim Federordnen als nach dem Baden sieht man oft das Sichschütteln und zwar nur mit dem Kopf, mit Kopf und Rumpf (Abb. 5), mit Kopf, Rumpf und Flügeln (Abb. 6), oder nur mit den Flügeln, wobei diese dann kräftig geschwungen werden (das „Sichflügeln“). Wie viele Vögel hat der Kormoran in der Bürzelgend



Abb. 5. Sichschütteln mit Kopf und Rumpf.



Abb. 6. Sichschütteln mit Kopf, Rumpf und Flügeln.

eine Drüse, der er mit dem Schnabel Fett entnimmt und damit die Federn einfettet. Das genügt jedoch nicht, um ihn vor Wasser zu schützen, denn die Federstruktur ist sehr lose und die Flügel werden nicht durch eine „Tasche“ von Tragfedern umhüllt. Daher muss der nasse Kormoran immer schleunigst mit erhobenen Deckfedern den Körper und besonders die Flügel trocknen, fast immer beide Flügeln gleichzeitig (Abb. 7). Das Flügeltrocknen ist eine reflexartige Reaktion auf die Empfindung „nass“, gleichgültig ob diese auf den Flügeln



Abb. 7. Flügeltrocknen.

oder irgendwo anders auftritt. Die biologische Funktion des Flügeltrocknens ist eigentlich dieselbe wie das Ziel des „comfort-instinct“, nämlich „to remove, or to remove oneself from, whatever produces discomfort, as by scratching or by change of position and location“ (McDOUGALL, 1935), nur ist ersteres reflexmässig, letzteres triebmässig (endogene Reizerzeugung im Sinne von LORENZ). Offenbar ist das Flügeltrocknen eine Differenzierung des Komfortinstinkts, welche durch das Zurückziehen des Triebmässigen eine losgelöste fast reflexmässige Reaktion geworden ist. Diese Flügeltrocknenreaktion ist demnach jetzt unabhängig von dem Instinktsystem und wird nicht mehr dadurch beeinflusst. Flügeltrocknen kann sogar mit Schlafen und vielerlei anderen Verhaltensweisen zusammen fallen und beginnt schon sehr einem Reflex zu gleichen. (Siehe auch PORTIELJE 1938 über die Entstehung der Reflexe).¹⁾

¹⁾ Ausser durch das objektive Triebziel verrät die Flügeltrocknenreaktion ihre Herkunft auf zweierlei Weise. Wenn ein Kormoran aus dem Wasser

Allgemeine Intentionsbewegungen. Diese Gruppe von Äusserungen steht dem Komfortverhalten wohl ziemlich nahe, wechselt jedenfalls vielfach mit ihm ab. HEINROTH (1910) beschrieb Intentionsbewegungen mit Mitteilungsfunktion, welche dazu dienen, eine Gruppe von Vögeln zu einer Aktionsgemeinschaft zu vereinigen, z.B. bei Gänsen eine Schnabelbewegung, welche: „Wir wollen gehen“ bedeutet. Daraus ist demnach ersichtlich, was das Tier in der nächsten Minute tun wird, es sei denn, dass es seine Absicht nicht ausführt. Allgemeine Intentionsbewegungen möchte ich diejenigen Verhaltensweisen nennen, welche zwar eine Aktion vorbereiten oder einleiten, jedoch keine Mitteilungsfunktion für die Artgenossen haben, da sie nicht spezifisch sind. Sie bedeuten also: „Ich will . . .“, aber was das Tier will, kann man daraus nicht erfahren. Es sind dies alles Ausreckbewegungen, welche „das Blut wieder strömen lassen“ und dadurch die Muskeln für kommende Tätigkeiten vorbereiten.

Den Unterschied zwischen dem Flügelaufrichten und dem Flügelstrecken zeigen die Abb. 8 und 9. Die alten Scharben strecken meistens nur einen Flügel gleichzeitig, obwohl sie auch wohl einmal beide gleichzeitig strecken und es sogar Individuen gibt, die sich genau umgekehrt verhalten. Die noch nicht erwachsenen Jungen strecken meistens beide Flügel gleichzeitig, jedoch nicht immer gleich weit und gleich lange. Die Bewegungsrichtung kann überwiegend wagerecht oder mehr senkrecht sein; wie bei anderen Bewegungen lässt sich hier also schwierig etwas

kommt, beginnt er damit, seine Federn zu sträuben, dann macht er sehr schnelle zuckende Bewegungen, die bei den Flügeln endigen, wonach diese schnell ausgeschlagen werden. Darauf geht diese Bewegung in ein langsames hin und her Schwingen über und schliesslich hält der Vogel die Flügel regungslos weit auseinandergebreitet, erst noch mit erhobenen Flügel- und Schwanzdeckfedern, später mit glatt angelegten Deckfedern. Wir sehen also einen Übergang vom Schütteln der Federn bis zur Flügeltrocknenreaktion, wobei erst die dicken Wassertropfen fortgeschleudert werden und danach die restliche Feuchtigkeit getrocknet wird. Bei windigem Wetter sehen wir, wie die Scharbe ihre Flügel weniger schwingt als bei stillem Wetter, da der Wind die Funktion des Schwingens übernimmt. Weiter lehrt ein Vergleich mit dem Pelikan, dass das Flügeltrocknen herrührt von dem Schütteln der Federn. Bei dieser Vogelart ist die beschriebene Entwicklung nämlich noch nicht soweit vorgeschritten; das Flügeltrocknen ist da noch eine Differenzierung der Komforttriebdisposition und noch keine abgetrennte reflexartige Reaktion (Anfang der systematischen Reihe).

auffinden, was auf starre Handlungsteile (Instinkthandlungen LORENZ 1937) hinweisen könnte. Eine „Starrheit“ deutet sich nur dadurch an, dass man diese Äusserung von anderen Äusserungen unterscheiden kann.

Beim Beinstrecken wird das Bein weit nach hinten gestreckt



Abb. 8. Flügelaufrichten.



Abb. 9. Flügelstrecken.

und danach meistens der Fuss geballt. Andere Vogelarten pflegen Bein und Flügel an derselben Seite gleichzeitig zu strecken, was ich beim Kormoran nie sah. In dieser Hinsicht unterscheiden sich Reiher und Kormoran, obwohl ihre Ethologie übrigens auf eine viel nähere Verwandtschaft hinweist (wie auch HEINROTH 1928 bemerkt) als sie die zoologische Systematik angibt. Fast alle angeborenen Verhaltensweisen des Reiher stimmen mit sehr

ähnlichen Verhaltensweisen der Scharbe überein, was auf eine Homologie hinweist.

Mit dem Schnabel macht der Kormoran drei Reckbewegungen, welche meistens in verschiedener Weise kombiniert werden: das Hochbiegen des Oberschnabels (Abb. 10), das senkrechte Gähnen (Abb. 11) und das wagerechte Gähnen, wobei der Schnabel ausserordentlich weit geöffnet wird. Die Kiefer sind ja

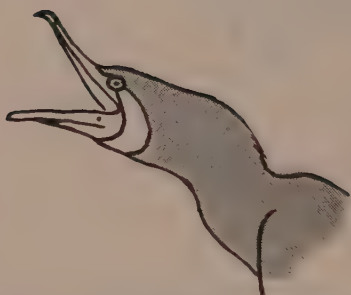


Abb. 10. Hochbiegen des Oberschnabels.



Abb. 11. Senkrechtcs Gähnen.

sehr biegsam, beim Einschlucken eines dicken Fisches bilden sie gleichsam den Rand der Öffnung eines Sackes.

Alle genannten allgemeinen Intentionsbewegungen werden schon von frühester Jugend an gezeigt, vielleicht sobald die Muskelkraft dazu ausreicht.

Ruhe und Schlaf. Wie viele grosse Tiere, insbesondere jagende Tiere, ruht und schläft der Kormoran sehr viel, was mit dem anstrengenden Nahrungserwerb zusammenzuhängen scheint. Er zeigt 4 Ruhe- und Schlafstellungen: 1. die normale entspannte Haltung, wobei der Kopf durch den Hals getragen wird, 2. die Ruhestellung, meistens mit offenen Augen, wobei der Kopf sich auf die Schultern und der Schnabel sich auf den Kropf stützt (bei Reiher und Steissfuss ist dies die Schlafhaltung), 3. die leichte Schlafhaltung, wobei der Kopf auf dem Rücken liegt und der Schnabel in den Rücken- und Flügeldeckfedern verborgen wird, das Auge aber gerade über diesen Federn bleibt.

Normal ist das Auge geschlossen, doch bei dem geringsten Geräusch wird es geöffnet, um zu sehen, ob die Ruhe nicht gestört wird, 4. die tiefe Schlafhaltung, wobei der Kopf, bis auf die kleine Haube, verborgen wird und stärkere Reize erforderlich sind, um sie zu wecken.

Der Zug. Dieses Verhalten nimmt eine Sonderstellung ein, da es (jedenfalls beim Kormoran) nicht über eigene angeborene Verhaltensweisen verfügt. Wenn ein Tier Futter sucht, flüchtet, geschlechtlich erregt ist oder seine Jungen versorgt, so erkennt man das gleich an seinem Verhalten. Den Zuginstinkt jedoch erkennt man häufig erst am Resultat (z.B. wenn man die Nachricht erhält, dass ein beringtes Tier im Süden geschossen wurde).

Bei genauerer Untersuchung kann man den Zuginstinkt jedoch schon eher verspüren. Er äussert sich anfänglich symbolisch in einer zentrifugalen Tendenz, die das Junge zur Selbstständigkeit führt. Mit 6 Wochen ¹⁾ fängt es an, in der Nähe des Nestes herumzuturnen, in immer grösserer Entfernung, auch macht es mit grosser Ausdauer Flugbewegungen. Endlich, nach langem Zögern, fliegt das junge Tier im Alter von ungefähr 50 Tagen fort vom Neste, fort von Versorgung, Futter, Sicherheit und Geselligkeit und begibt sich zum Teich in der Brutkolonie. Der noch symbolische Zugdrang muss wohl recht stark sein, wenn er vier so vital wichtige Bedürfnisse fortpressen kann.

Das erste Mal kann es tagelang dauern, bevor das Junge wieder heimkehrt, danach fliegt es regelmässig an und ab ²⁾. In den nächsten Wochen werden die Ausflüge immer weiter ausgedehnt und fängt es an, den Fischfang auszuüben, kehrt jedoch abends immer wieder zurück. Mit etwa 11 oder 12 Wochen erfährt der zentrifugale Drang eine Wiederbelebung, das Junge wird unruhig und zeigt die eigentümliche Tendenz, mit allen erworbenen Gewohnheiten zu brechen. Es ist bei der Scharbe, die überall sogleich Gewohnheiten ausbildet, wo sie es tun kann, eine recht

¹⁾ Alle Angaben des Alters betreffen Jungtiere unter optimalen Lebensbedingungen. Bei Beunruhigung, in niedrigen Nestern, in anderen Brutkolonien oder bei schlechtem Wetter verläuft die Entwicklung langsamer.

²⁾ Die Flugweise ist im Anfang immer sehr unkoordiniert, aber schon nach etwa 20 Flugsekunden ist kein Unterschied mit dem Fliegen des erwachsenen Kormorans mehr sichtbar. Diese Tatsache stellte ich fest bei einem jungen Vogel, der einen Tag zu früh ausflog und bei einem jungen Vogel, der einen Tag zu spät ausflog; es handelt sich hier also wohl nicht um einen Reifungs- sondern um einen Lernvorgang. Beim Niederstreichen tritt ausserdem nach einiger Zeit ein Reifungsvorgang ein.

auffallende Erscheinung. Manchmal schläft das Tier dann nicht mehr mit seinen Geschwistern, manchmal sogar in anderen Teilen der Kolonie, nimmt andere Wege oder setzt sich auf andere Äste als vorher; auch bleibt es tagelang fort. Mit etwa 12 oder 13 Wochen verschwindet das junge Tier dann endgültig aus der Kolonie. Die Gewohnheitsänderung zeigt somit wohl einen anfänglich noch symbolischen Zugdrang an. Vergebens rufen die zur Fütterung nach Hause gekommenen Eltern (die ich individuell kenne) ihre Jungen und alsbald ziehen sie auch fort. Die Jungen ziehen der Küste entlang nach Frankreich, Spanien, Portugal und sogar nach Tunis; nur ein kleiner Teil übersteht diese Reise. Die Alten streifen im Winter meistens nur etwas in der Umgebung herum und laufen somit nur wenig Gefahr, einzugehen. Es sterben jährlich 12 bis 14% der sich fortpflanzenden ♂♂ und 18 bis 20% der sich fortpflanzenden ♀♀.

Die beschriebene Entwicklung zur Selbstständigkeit wird von einem Stimmwechsel und einer sich veränderenden Einstellung anderen Kormoranen gegenüber begleitet: davor sind die Jungen den älteren Kormoranen bedingungslos untergeben, sie kommen ganz einfach nicht dazu, sich zu widersetzen, solange sie nicht in die Enge getrieben oder im Neste angegriffen werden. Nach der Entwicklung zur Selbstständigkeit dagegen sind sie den älteren im sozialen Verband gleich und unterscheiden sich nur noch morphologisch (Gefieder und Augenfarbe) von den einjährigen und erwachsenen Genossen.

Die Wesensähnlichkeit des Verhaltens der jungen Scharbe mit der Präpubertät des Menschen ist interessant. Die Präpubertät des Menschen ist nach SPRANGER als eine „Krisis des Losstrebens“, nicht als eine Vorbereitung zum paarweisen Leben aufzufassen. Auch der junge Kormoran „strebt los“, sonst würden die Eltern ihn bis in den Herbst bei dem Neste füttern und versorgen.

III. DIE KAMPF-, KRÖ- UND RÖÖÖ-VERHALTUNGSWEISEN.

Die Funktion des Kämpfens und des Imponierens liegt darin, das Ausüben aller anderen Funktionen möglich zu machen. Kämpfen und Imponieren gehören also zu allen Funktionen, man kann sie daher eigentlich nicht in einen bestimmten Funktionskreis unterbringen. („Anger propensity: To resent and forcibly to break down any thwarting or resistance offered to the free exercise of any other tendency“, McDougall, 1935).

Vögel kämpfen im allgemeinen recht wenig, meistens versuchen sie bei Streitigkeiten nur, den Gegner einzuschüchtern (Sparsamkeitsprinzip). Ein Beispiel sei erwähnt:

Die Pfahlstreitigkeiten. Die Lekkerkerker Kormorankolonie liegt um einen Teich herum, in dem nahe am Ufer viele Pfähle und Stümpfe von früheren Nestbäumen stehen. Darauf

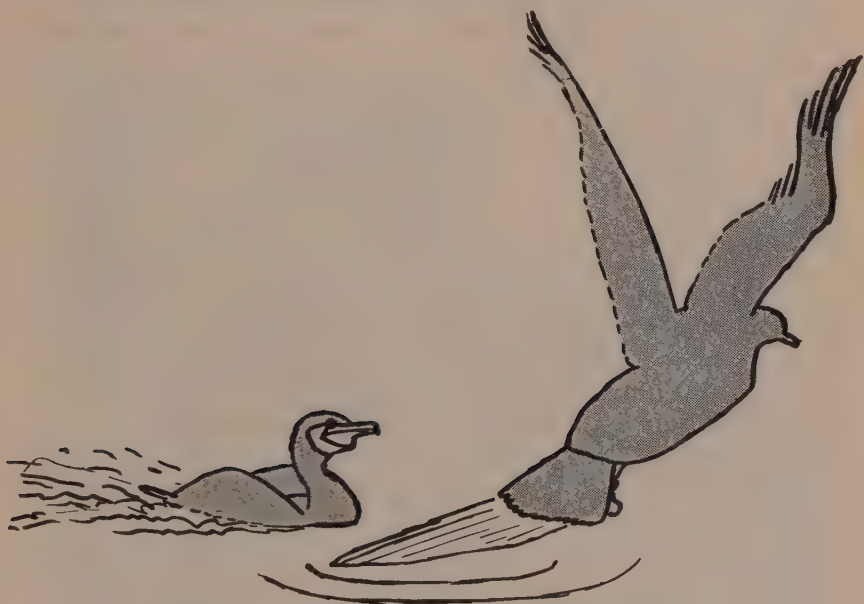


Abb. 12. Krô krô-Äusserung bei Pfahlstreitigkeiten.

verbringen viele Scharben ihre Zeit mit Federordnen, Sich-sonnen, Schlafen usw. Der Mangel an Pfählen führt zu Pfahlstreitigkeiten und daneben bekommt man bisweilen den Eindruck, dass ein Tier unnötig Streit sucht.

Mit eindrucksvoll gesträubtem Gefieder, erhobenen Flügeln (fast wie ein Schwan), eckig vorspringendem Kehlsack und lautem „Krô krô krô . . .“¹⁾ kommt das Tier zu einem Pfahl, auf dem ein Artgenosse sitzt, herangeschwommen (Abb. 12). Diese Äusserung ist eine reine Form des Imponierens, wie wir auch bei vielen Säugetieren, Vögeln und niedrigen Vertebraten finden. Ihr Charakteristikum ist, dass das Tier imposanter und

¹⁾ ô wie im Englischen „law“.

kräftiger scheint, als es wirklich ist. Daher die gesträubten Federn, Haare oder sonstigen Imponierorgane und die träge und übertriebene Bewegungsweise (siehe auch LORENZ 1935).

Wird der auf dem Pfahl sitzende Vogel dadurch eingeschüchtert, so ergreift er die Flucht und der Angreifer springt auf den Pfahl. Danach richtet er sich mit geradem Kehlsack (Abb. 13) hoch auf und ruft mit tiefem und vibrierendem Klang „rôôô“. Gelingt das Unternehmen nicht, so wendet sich der Angreifer zu einem andern Pfahlbesitzer. Oft geschieht der Angriff im



Abb. 13. Rôôô-Äusserung nach Pfahlstreitigkeiten.

Rücken, damit er mehr Aussicht auf Erfolg hat. Das Tier versteht aber nicht, dass zwecks einer Überraschung das laute „krôkrô“ unterbleiben muss, denn dies gehört nun einmal untrennbar zum Angriff.

Die krôkrô- und rôôô-Äusserungen gehören also in natürlicher Folge zueinander bei dem Hinaufspringen auf einen Pfahl oder Ast. Sie werden merkwürdigerweise auch gezeigt, wenn kein Artgenosse auf dem Pfahl sitzt, dann aber viel weniger intensiv, manchmal sogar kaum spürbar. Die beschriebenen Äusserungen sind somit ursprünglich für andere Scharben bestimmt. Während der phylogenetischen Entwicklung sind sie jedoch mit der Sprungbewegung zu einer einheitlichen Aktion verbunden. Ontogenetisch ist eine Trennung von Hinaufspringen



Abb. 1. Wutäusserung bei gewöhnlichen Streitigkeiten. (Jungen von ungefähr 3 Monaten, links oben ein Junges mit 4 farbigen Fussringen.)

A. KORTLANDT. Eine Übersicht der angeborenen Verhaltensweisen des Mittel-Europäischen Kormorans (*Phalacrocorax carbo sinensis* [Shaw & Nodd.]), ihre Funktion, ontogenetische Entwicklung und phylogenetische Herkunft.

und krô- bzw. rôôô-Haltung nicht mehr wahrnehmbar; die Jungen benehmen sich in dieser Hinsicht vom Reifen des Imponierinstinktes (2 bis 3 Monate) an wie die erwachsenen Tiere.

Die krô-krô-Äusserung ist an ihrer unverkennbaren Einschüchterungsfunktion leicht als ein Imponiergehabe zu deuten, das den Kampf ersparen soll. Die rôôô-Äusserung aber hat mich viel Kopfzerbrechens gekostet, denn sie wird erst gezeigt sobald das Ziel endgültig erreicht ist, sie hat also keine Funktion im Kampf selbst. Wohl aber hat sie eine Funktion im sexuellen Verhalten (dabei hat auch die krôkrô-Äusserung eine andere Funktion). Es ist jedoch nicht ohne weiteres ersichtlich, was die Sexualität mit dem Hinaufspringen auf einen Pfahl zu tun hat (und zwar auch ausser der Fortpflanzungszeit). In meiner nächsten Arbeit wird diese Frage weiter besprochen werden (dieses Heft S. 481).

Auch wenn ein Kormoran auf einem Baumast landet, kommt er oft mit einer ähnlichen krô-krô-Äusserung (welche der Flugbewegung angepasst ist) herangeflogen und entfaltet in tragem Flug viel überflüssige Kraft. Nach dem Niederstreichen folgt auch hier die rôôô-Äusserung. Zur intensiven Entwicklung kommt dies jedoch nur in der Paarbildungszeit, wobei dann ein Stimmunterschied zwischen ♂ en ♀ auftritt. Auch beim Fortfliegen bemerkt man dann zuweilen eine krôkrô-Äusserung. Neben der Paarbildungsfunktion hat dieses Verhalten (jedenfalls beim ♂) auch eine Kampffunktion, denn es schüchtert mögliche Nestfeinde ein. Pfahlstreitigkeiten scheinen die ♀ ♀ in der Paarbildungszeit nicht zu zeigen, wenigstens nicht was das Angreifen betrifft. Dazu fehlt ihnen dann Neigung und Möglichkeit, da sie mit ihrer schwachen, keuchenden Stimme ja nicht imponieren können.

Wutäusserungen. Bisweilen verlaufen Pfahlstreitigkeiten nicht so glatt, ein anderes Mal haben zwei Nestmaterial suchende Kormorane es auf denselben Ast abgesehen, oder ein beim Niederstreichen strauchelnder Kormoran landet ganz dicht neben einem anderen. In diesen Fällen bekommt man die „Wutäusserung bei gewöhnlichen Kämpfen“ zu sehen (Tafel XVII, Abb. 1). Eigentlich ist es mehr ein drohendes Fechten, also einigermaßen eine Intentionsbewegung, wobei der Schnabel mit schnellen Hieben vorgestossen und zurückgezogen wird. Wird der Kampf heftiger, so berührt der Kämpfer den Schnabel des Gegners mit merkwürdigen zitternden Hieben, wobei die anfänglichen „krâ“-Laute in ein vibrierendes „râââ“

übergehen. Oft fasst der eine den anderen am Unterschnabel und zieht tüchtig daran.

Beim Verteidigen des Brutreviers wird obengenannte Äusserung wenig gezeigt, anstatt dessen ruft die Scharbe „kockkockkockkockkock“ wobei sie gar keine Hiebe austeilt (Tafel XVIII, Abb. 1). Diese Wutäusserung beim Territoriumverteidigen oder kurz das Kockern, ist also auch ein Verhalten, wobei ebenfalls das Imponieren überwiegt. In der Paarbildungszeit keucht das nestverteidigende ♀ im Tempo des „Kockkockkock“, was auf den Artgenossen wenig Eindruck macht.

Wirkliches Kämpfen kommt nur vor, wenn einige Vögel auf einem Neste um den Besitz desselben kämpfen oder wenn zwei ♀ ♀ um ein ♂ kämpfen (Das umgekehrte kommt wohl nie oder äusserst selten vor). Manchmal wird es eine blutige Schlacht, denn sie fassen einander wie Ringer mit dem äusserst kräftigen Schnabel beim Hals oder im Gesicht, oder hacken nach dem Kopfe (nur wenn sie diesen nicht erreichen können nach Hals oder Körper). Dabei zielen sie nicht besonders auf die Augen. Merkwürdigerweise scheinen die Augen niemals verwundet zu werden, obwohl bisweilen ganze Hautfetzen abgerissen werden können. In dem Nest liegende Junge werden sogar totgehackt oder hinausgeworfen. Solch ein Nesteroberungskampf wird immer von einem nestbedürftigen Tier oder Paar begonnen, wonach allmählich andere Kormorane, die sich in demselben Wohnviertel niedergelassen haben und auch nestbedürftig sind, mitmachen und zuletzt das ganze Nest voller Vögel ist, bis es den Kräftigsten gelingt, alle anderen hinauszuerwerfen. Diese Kolonieviertelkämpfe sind weitaus die aufregendsten Ereignisse im Scharbenleben.



Abb. 14. Ööööö-Äusserung (der Beobachter ist der Feind und die Gefahr).

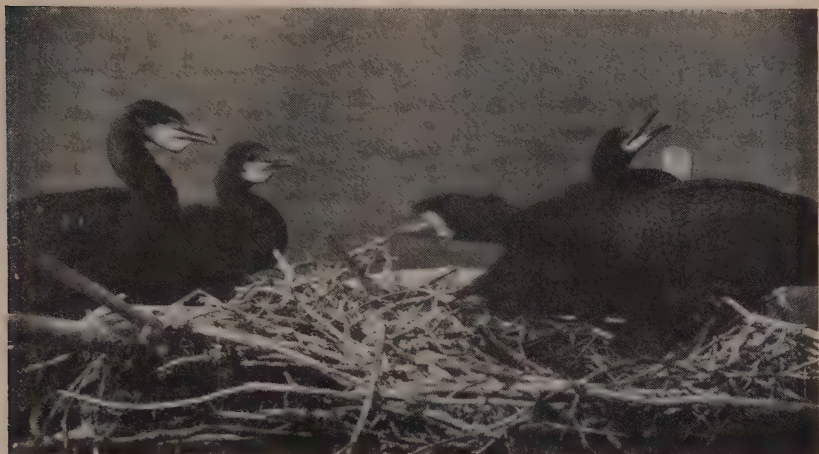


Abb. 1. Rechts ein kockernder Brutvogel (Wutäusserung bei Territoriumstreitigkeiten), links zeigen Jungen von 5 Wochen die angreifende Hackäusserung.



Abb. 2. Undifferenzierte Hackäusserung gegen den Beobachter (Jungen 3 Wochen alt).

A. KORTLANDT. Eine Übersicht der angeborenen Verhaltensweisen des Mittel-Europäischen Kormorans (*Phalacrocorax carbo sinensis* [Shaw & Nodd.]), ihre Funktion, ontogenetische Entwicklung und phylogenetische Herkunft.

Die wütende ôôôôô-Äusserung (Abb. 14) ist einer der wenigen Kormoranlaute ohne vibrierende r-Klang und nimmt eine Sonderstellung im Verhalten ein. Sie wird geäussert bei gleichzeitigem Auftreten von intensivem Schrecken und Wut, z.B. wenn sehr zahme Kormorane durch Menschen vom Nest vertrieben werden, wenn man etwas aus einer Beobachtungshütte, an die sie gewöhnt sind, hinaussteckt, oder wenn man sie einfängt. Auch gegenüber Dohlen, Krähen und Reiheru zeigen sie oft die ôôôôô-Äusserung. Doch ist dies kein eigentliches gemischtes Verhalten, denn man kann entweder die Schreckhaltung oder die Wuthaltung darin erkennen. Vielmehr hat hier das Integrieren von zwei Trieben zu einer neuen einheitlichen Verhaltensweise geführt. Wohl aber gibt es fließende Übergänge von der ôôôôô-Äusserung zu der Schreckäusserung und zu der „Wutäusserung bei Territoriumstreitigkeiten“ (ob auch zu der „Wutäusserung bei gewöhnlichen Streitigkeiten“, kann ich nicht sagen).

Ganz junge Tiere benehmen sich den Menschen gegenüber gleichgültig. In einem Alter von etwa 2 Wochen erscheint jedoch erstmalig ein primitives Kämpfen: sie fangen unter lautem Schreien zu hacken an. Dies ist also eine juvenile Hackäusserung (Tafel XVIII, Abb. 2), wovor nicht nur Artgenossen, sondern auch andere Tiere (Hund, Katze, Kuh und Mensch) Angst haben. Diese Hackäusserung teilt sich im Alter von 3 bis 4 Wochen in 2 Hackäusserungen auf. 1. Die abwehrende Hackäusserung gegen übermächtige Feinde, wie Menschen, wird gezeigt, wenn das Tier auf der Flucht eingeholt wird. Es wendet sich dann um und setzt sich heiser schreiend und gleichzeitig flüchtend zur Wehr. Im Laufe der Ontogenie entwickelt diese Äusserung sich allmählich zur wütenden ôôôôô-Äusserung! 2. Die angreifende Hackäusserung (Tafel XVIII, Abb. 1) wird gegen fremde Kormorane, die sich verirren und auf das Nest kommen, verwendet, sie werden durch scharfe und schmerzende Hiebe vertrieben und sogar verfolgt. Diese Äusserung entwickelt sich etwa zur Wutäusserung bei gewöhnlichen Streitigkeiten, aber es ist immer nur der schmerzende Hieb, der den Gegner vertreibt. Diese Teilung einer Äusserung in zwei Äusserungen mit verschiedener Funktion möchte ich Differenzierung im Laufe der Ontogenie nennen. (Auch im Laufe der Phylogenie kann eine Differenzierung stattfinden).

Die Entwicklung setzt sich weiter fort; im Alter von 6 Wochen

beobachten wir erstmalig ein Imponieren, mit 9 bis 11 Wochen schliesst sich der Stimmwechsel an, mit 12 oder 13 Wochen ist das Imponieren voll entwickelt und das Junge zieht fort. Durch das Imponieren ist es allmählich nicht mehr der Hieb, wodurch der Gegner flieht, sondern vielmehr das drohende stolze Herankommen. Ausserdem findet gleichzeitig eine neue Differenzierung statt: 1. die Wutäusserung bei gewöhnlichen Streitigkeiten und 2. die krôkrô-Äusserung, welche eigentlich mehr einen Seitenzweig darstellt.¹⁾

Noch weiter setzt sich die Entwicklung fort: Nach Eintreten der Geschlechtsreife teilt sich jedes Frühjahr die krôkrô-Äusserung in verschiedene Äusserungen auf, wobei zwischen ♂ und ♀ ein grosser Lautunterschied entsteht (vgl. nächst. Abschnitt). Die Wutäusserung bei Territoriumstreitigkeiten scheint keine ontogenetische Entwicklung durchzumachen, abgesehen vom jährlichen Lautunterschied zwischen ♂ und ♀. Sie erscheint erst bei der Geschlechtsreife, aber es gibt ganz fließende Übergänge zur gewöhnlichen Wutäusserung einerseits und zur ôôôô-Äusserung andererseits.

Die ontogenetische Differenzierung der Handlungen ist ein interessantes Phänomen, welches durch die Tierpsychologen noch fast nicht erforscht wurde. Man denke z.B. an die Differenzierung des Geschlechtstriebes beim Menschen. Sogar zur Systematik von angeborenen Verhaltensweisen gibt es nur Ansätze. Wie schön wäre es, eine Systematik und Entwicklungslehre von Organen, angeborenen Verhaltensweisen, Triebdispositionen (siehe nächste Arbeit in diesem Heft) und Bedürfnissystemen aufbauen zu können!

IV. DIE VERHALTUNGSWEISEN MIT FORTPFLANZUNGSFUNKTION.

1. Die Brutvorbereitung

Bevor zur Brut geschritten werden kann, müssen drei Bedingungen erfüllt sein. Die Eier müssen befruchtet sein, wozu Kopulationen nötig sind. Es muss weiter ein Paar gebildet sein, damit der eine Vogel die Eier gegen Raubtiere schützt, während der andere auf der Nahrungssuche ist. Schliesslich muss der

¹⁾ Vielleicht könnte man auch sagen: das Imponieren reift selbständig und integriert dabei gleichzeitig mit dem Kämpfen. Dieser Unterschied ist vielleicht mehr eine logische als eine psychologische Frage.

Nestbau soweit fortgeschritten sein, dass die Eier im Nest liegen können. Die biologische Bedeutung der Monogamie ist nicht die, dass ein ♂ mit nur einem einzigen ♀ kopuliert,¹⁾ sondern dass die Brut von einem Paare versorgt wird. Bei manchen Vögeln ist die Paarbildung zugleich eine Paarungseinleitung, da sie erst ihre Scheu vor körperlicher Berührung überwinden müssen. Beim Kormoran jedoch findet die erste Paarung manchmal schon sofort bei der ersten Begegnung statt, manchmal allerdings erst bei fortgeschrittener „Verlobung“. Man kann bei dieser Vogelart drei Stadien der Paarbildung unterscheiden: das „Flirtstadium“, das „Verlobungsstadium“ und das „Ehestadium“. Diese Stadien gehen nicht parallel mit der Paarung, obgleich sowohl Paarbildung als Paarung sexuelle Verhaltenssysteme sind und immer gemischt aufwallen. Eine Trennung beider ist daher nicht möglich, wohl aber eine Unterscheidung.

Die Paarung und die daraus ableitbaren Bewegungsweisen.

Die Paarung. Beim Kormoran kommt Kopulation in umgekehrter Haltung, besonders wenn das Paar schon einige Zeit „verheiratet“ ist, vielfach vor. Vielleicht haben diese umgekehrten Kopulationen Resultat, das ist aber nicht mit Sicherheit zu sagen. Es gibt auch keine Bewegungsweise, die nur dem ♂ oder nur dem ♀ eigen ist, daher will ich bloss von dem „sitzenden Partner“ und von dem „stehenden Partner“ sprechen. Wohl existiert während der Paarbildung und der ersten Brütezeit ein Lautunterschied zwischen ♂ und ♀.

Die erfolgreiche Kopulation geht auf die folgende Weise vor sich: Der stehende Partner (meistens das ♂) springt auf den sitzenden, worauf letzterer den Schwanz hoch aufrichtet. Dann bringt der stehende Partner in der in Abb. 15 dargestellten Haltung den Kontakt zustande, während er am Hals des sitzenden Partners knabbert und mit den Füßen tritt. Dann richtet er sich während des Koitus hoch auf (Abb. 16) und springt nach vollendeter Kopulation wieder ab. Es gibt auch Männchen, die bisweilen oder sogar oft mit schlagenden Flügeln kopulieren, wie bei anderen Arten üblich. Aus den Kopulationshandlungen scheinen in der Phylogenie alle sexuelle Verhaltens-

¹⁾ Für das Gelingen der Kopulation sind polygame Verhältnisse im allgemeinen wohl günstiger.

weisen entstanden zu sein, jedenfalls lassen sie sich leicht daraus ableiten. Bei den verschiedenen Liebesäusserungen ist fast immer der in der Nestmitte befindliche Vogel der „sitzende Partner“, der andere der „stehende“.



Abb. 15 und 16. Kopulation.

Die Verhaltensweisen des sitzenden Partners.

Die erste Phase, das rythmische Flügelklappen, zeigen Abb. 17 und 18. Die Haltung ist ungefähr dieselbe wie die des sitzenden Partners bei der Paarung, nur wird der Kopf mit senkrecht hoch gestelltem Schnabel auf den Rücken gelegt und

die Flügel etwa 2 Mal pro Sek. aufgehoben, wodurch jedesmal die weissen Schmuckfedern des Paarbildungskleides gut sichtbar werden; ein Laut wird nicht ausgestossen. Diese Äusserung wird fast ausschliesslich vom ♂ gezeigt und dient dazu, ein Weibchen zur Paarbildung herbeizulocken. PORTIELJE (1927) fasste sie als eine symbolische Paarung auf, woran ich 1938 hinzufügte, dass im Laufe der Phylogenie eine auffallende Bewegung und die

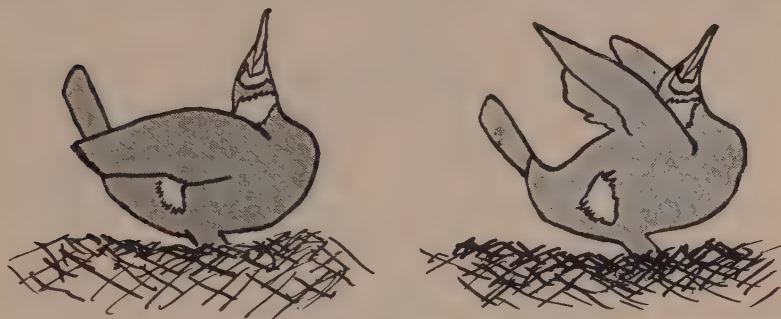


Abb. 17 und 18. Flügelklappen.

Schmuckfedern darauf superponiert worden waren, wodurch ein Auslöser (LORENZ) mit neuer Mitteilungsfunktion entstand. Merkwürdigerweise ist also eine fast ausschliesslich männliche Äusserung aus der Kopulationshaltung des unteren Vogels entstanden, also aus einer überwiegend weiblichen Haltung! Daher glaubte PORTIELJE, dass das ♀ mit den Flügeln klappt.

Die zweite Phase, das Gurgeln, wird von beiden Geschlechtern bei Anwesenheit eines Partners geäussert, erreicht aber ihre Maximumintensität beim ♂ erst dann, wenn es nach eifrigem Flügelklappen ein ♀ zu sich herangelockt hat. Mit



Abb. 19. Gurgeln.

lautem „arrôô“ wirft er den Kopf wiederholt auf den Rücken und bringt ihn wieder langsam zurück nach vorn (Abb. 19 und 21). Wenn das ♀ sich dann in die Nestmitte setzt, so sind die Rollen genau umgekehrt: sie ist sitzender Partner geworden und gurgelt lustig darauf los, nur etwas weniger intensiv und mit der

weiblichen, kaum hörbaren, keuchenden Stimme. Später, beim Brüten, bei der Aufzucht der Jungen und auch wohl im Winter benehmen beide Geschlechter sich auf ähnliche Weise, jedoch weniger intensiv mit „arr“ (nur selten „arrôô“).

Da das Gurgeln am stärksten ist, wenn das ♂ bei der Paarbildung ein bestimmtes ♀ herbeilocken will, so liegt darin wohl die Hauptfunktion dieser Äusserung. Ausserdem kann das ♀ durch Gurgeln zur Kopulation auffordern und ist es bei beiden eine Begrüssung bei der Heimkehr des Gatten oder der Gattin. Auch das Gurgeln ist wieder der Kopulationshaltung des unteren Vogels gleich, die Kopfbewegung ausgenommen. Die Kopfbewegung entblösst das weisse Schmuckgefieder am Hals und der orange Schmuckfleck hinter und unter dem Auge (nur in der Paarbildungszeit anwesend!). Primär ist also die Kopulationshaltung, sekundär darauf superponiert die Halsbewegung und wahrscheinlich tertiär das Schmuckgefieder.

Die dritte Phase ähnelt der sitzenden Kopulationshaltung sogar noch mehr (Abb. 20). Ohne jeden Laut wird der weit vorgestreckte Hals ganz langsam hin und her geschwenkt. Viele

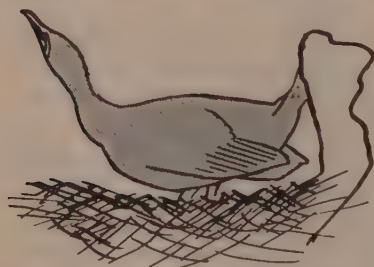


Abb. 20. Dritte Phase.

Vögel scheinen die dritte Phase überhaupt nicht zu zeigen, obgleich sie eigentlich beiden Geschlechtern zugehört. Sie ist immer ein Zeichen von intimer Liebschaft von Vögeln, die noch nicht ganz mit einander vertraut sind.

Das ♀ drückt ihre Kopulationsbereitschaft ausserdem dadurch aus, dass sie einfach die Kopulationshaltung einnimmt. Das ist also die primäre „instinktiv-symbolische“ (PORTIELJE 1938) Paarung. Die 3 Phasen sind daraus offenbar durch Differenzierung im Laufe der Phylogenie oder „Formalisation“ (TINBERGEN 1939) entstanden, also hat sich eine Äusserung zu vier verschiedenen Äusserungen entwickelt.

Die Verhaltensweisen des stehenden Partners.

Die rôô-Äusserungen kommen in den verschiedensten Situationen vor, daher sind diese Äusserungen beim Kormoran am schwierigsten zu deuten.

Das sogen. „Hopsen“. Mit kleinen Sprüngen hüpfet der stehende Partner um den sitzenden herum und über ihn her. Dabei zeigt er immer vor dem Sprung eine schwache krô-krô-Äusserung, wobei das ♂ krô krô ruft und das ♀ keucht, nach dem Sprung die maximal starke rôôô-Äusserung (Abb. 21 und 22). Dabei wird der Kehlsack gerade gestreckt und der Hals vermutlich mit Luft aus den Lungen aufgepumpt, denn der Kormoran hat geschlossene Nasenlöcher. Wenn das ♂ hopst, so wird

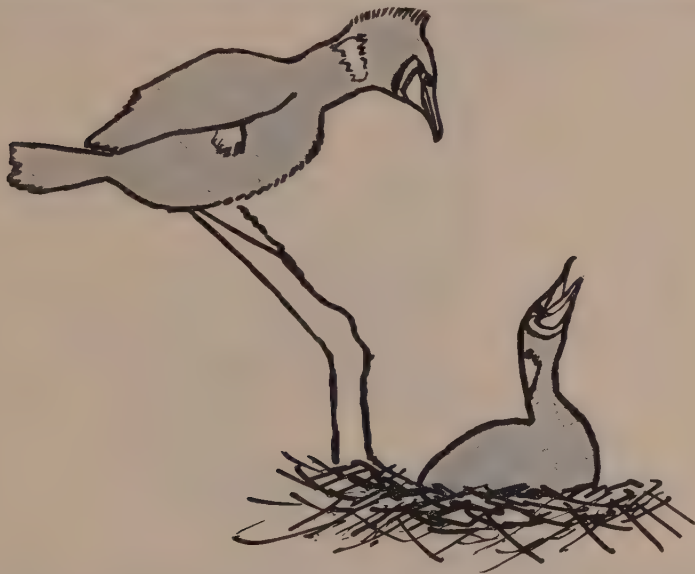


Abb. 21. Rechts gurgelt der sitzende Partner, links der stehende Partner in der rôôô-Äusserung.

die rôôô-Äusserung von einem tiefen brummenden „rôôô“ oder bei intimerem Verhältnis von taubenartigem Gurren oder bisweilen leisem Schnarchen begleitet. Das ♀ dagegen schnarcht sehr leise oder ist unhörbar, wobei man nur das Zungenbein vibrieren sieht. Wieder möchte ich hier auf das völlige Fehlen einer Starrheit in dieser Ausdrucksbewegung hinweisen.

Das Hopsen ist insbesondere die Ausdrucksbewegung, wodurch der stehende Partner den Wunsch zur Paarung kenntlich macht, daher erreicht es seine höchste Intensität beim paarungsbedürftigen ♂. Dies gibt uns den Schlüssel zu einer Deutung. Wie gesagt, besteht die Paarung, was den stehenden Partner betrifft, aus 4 Teilen: Aufspringen, Kontaktherstellen, Hochaufrichten,

Abspringen. Lassen wir einen Augenblick den 2. Teil ausser Betracht, so bilden 1 und 3 zusammen einen „Hopssprung“, 4 ist der Anfang des neuen Hopssprunges, welcher nach der Kopulation mit einer rôôô-Äusserung auf dem Nestrand endet. Daher möchte ich das Hopsen als eine instinktiv-symbolische Kopulation deuten, aus der ein Handlungsglied fortgefallen ist. Wie die von PORTIELJE 1938 dargestellten Symbolhandlungen hat auch das



Abb. 22. Rôôô-Äusserung.

Hopsen eine stimulierende Wirkung auf den Partner und ist daher zu einer Paarungseinleitung geworden. Dies ist im Laufe der Phylogenie unterstützt durch eine Formalisierung, nämlich das Halsaufblasen und den Laut, welche die Äusserung auffallender und daher als Verständigungsmittel (Auslöser, LORENZ 1935) besser geeignet gemacht haben. Die Bildung des Auslösers besteht ja ganz im allgemeinen aus pantomimischer und phonetischer Übertreibung von Verhaltensweisen.

Wenn man nun vom Hopsen den Sprung, d.h. also den ersten Teil der Paarung, fortlässt, so erhält man ganz einfach die rôôô-Äusserung. Dies ist im allgemeinen die Haltung, mit welcher der stehende Partner die Äusserungen des sitzenden beantwortet. Der Lautunterschied zwischen ♂ und ♀ ist genau so wie bei dem Hopsen. Wenn der stehende einen Rundflug macht und wieder beim Nest gelandet ist (siehe unter Paarbildung), so zeigt er

ebenfalls eine intensive rôô-Äusserung, ganz wie beim Hopsen.

Die Liebkosungen gehören vielleicht eher zum Paarbildungsverhalten, sie sind jedoch auch aus der Paarung ableitbar. Charakteristisch ist dabei, dass beide Tiere gleichzeitig entweder sitzender oder stehender Partner sind. Im ersten Falle scheinebrüten sie oft symbolisch auf dem leeren Nest oder in der Astgabel und umschlingen einander die Hälse mit schlangenähnlichen Bewegungen (Abb. 23). Dann und wann sieht man dabei wie das ♂ das ♀ in Hals und Kopf beisst, was ein schwierig zu deutendes Verhalten ist, das wohl immer auf ein ambivalentes oder ge-



Abb. 23. Schlangenähnliche Halsbewegungen.

mischtes Aufwallen von Liebschaft und Feindschaft hinweist. PORTIELJE 1927 fasste es als ein symbolisches am Hals knabbern auf, wie es der obere Vogel auch bei der Paarung tut. Tatsächlich zeigt das ♂ das Kopfbeissen, wenn das ♀ sich nicht zur Kopulation niederdrücken will, aber auch, wenn er ein sich anbietendes ♀ nicht recht wünscht, da er schon mit einem anderen fest „verlobt“ ist. Auch tritt das Kopfbeissen auf, wenn das ♂, ohne „verlobt“ zu sein, ein bestimmtes ♀ doch nicht haben will, z.B. weil sie abnormale Laute ausstösst. Das ♀ widersetzt sich dem Kopfbeissen des ♂ nicht (Rangordnung!), sondern entzieht sich ihm und fliegt, wenn das ♂ zu kräftig vorgeht, schliesslich fort.

Die rôôô-Liebkosung (Abb. 24) wird von beiden Partnern gleichzeitig ausgeführt und unterscheidet sich von der gewöhnlichen rôôô-Äusserung hauptsächlich durch das mehr intime leise Gurren oder Schnarchen. Auch diese Verhaltensweise ist aus der rôôô-Äusserung entstanden. So ist bei dem wenig spezialisierten Kormoran kaum eine Äusserung zu finden, deren phylogenetischer Ursprung nicht ohne weiteres angegeben werden könnte.¹⁾

Es sei hervorgehoben, dass die rôôô-Äusserung nichts mit Imponieren zu tun hat. Zwar pflegen imponierende Tiere sich mit

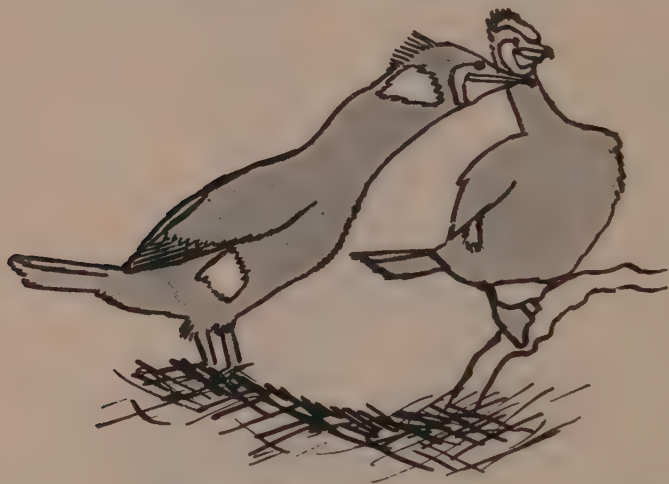


Abb. 24. Rôôô-Liebkosung.

aufgerichtetem Gefieder oder gesträubten Haaren usw. breit und hoch aufzurichten, aber jedes Breit- und Hochplustern stellt noch kein Imponieren dar! Das Rangordnungsverhältnis von ♂ und ♀ kommt durch den Lautunterschied zustande (siehe unten); die Bewegungsweise drücken nur eine undifferenzierte geschlechtliche Erregung aus. Die kleinen Unterschiede in der Haltung von ♂ und ♀ sind nur Intensitätsunterschiede. Auch öffnet das ♀ beim Gurgeln und bei der krô-krô-Äusserung den Schnabel etwas weiter als das ♂, aber das hängt mit dem keuchenden Laut zusammen, welcher mit der Paarbildung und nicht mit der

¹⁾ Für die Deutung der rôôô-Äusserung nach Ablauf von Pfahlstreitigkeiten siehe meine nächstfolgende Arbeit in diesem Heft S. 481.

Paarung verbunden ist. Bei umgekehrter Kopulation sucht das ♀ weniger oft Kontakt mit der Kloake als das ♂ bei normaler Kopulation, aber auch dies ist nur ein Intensitätsunterschied. Im Grunde gibt es also nur einen graduellen Unterschied zwischen der männlichen und der weiblichen Sexualität beim Kormoran; dieser Unterschied ist intensitäts- und situationsbedingt.

Alle geschlechtlichen Äusserungen werden von gut versorgten Jungen schon lange bevor sie selbständig werden gezeigt, das Flügelklappen jedoch nur von einer kleinen Anzahl und zwar wahrscheinlich fast ausschliesslich als Übersprunghandlung bei Kämpfen (vergl. nächste Arbeit). Die ontogenetische Entwicklung der anderen Verhaltensweisen lässt sich daher sehr schön an den Jungen studieren.

Im Alter von gut 3 Wochen sieht man erstmalig eine Verhaltensweise, die dem „Sperren“ junger Singvögel sehr ähnelt und wobei das Junge mit nach oben gerichtetem, weit geöffnetem Schnabel unregelmässig „ki ki kiki ki kikiki ki ki ki“ ruft. Augenscheinlich ist es eine Leerlaufreaktion, ich bin aber nicht sicher, ob es vielleicht nicht doch ein Reagieren auf Aktivitäten von Eltern und Geschwistern ist. In sehr kurzer Zeit (während des Heranwachsens) wird der Laut ein regelmässiges „kikikikiki“, dessen Tempo immer schneller und rasselnder wird. Sodann kommt etwas Neues hinzu: während dem „kikiki“ wird der Kopf nach hinten geworfen, auch ähnelt das „kikiki“ mehr einem „kirrr“. Beim Stimmwechsel (2½ Monate) wird dies zu „arrrr“ und gleicht dem Gurgeln der Alten im Herbst und Winter ganz! In der ontogenetischen Entwicklung des Gurgelns reift zuerst der spezialisierteste Handlungsteil, nämlich der superponierte Auslöser und davon zuerst das „kikiki“, später das Rückwerfen des Kopfes. Später, meistens, wenn das Junge schon flügge ist, reift das phylogenetisch Ursprüngliche, nämlich die symbolische, drückende Haltung.¹⁾ Dies ist kein Intensitätsunterschied, denn das ♂ macht es in der Paarbildungszeit bei schwachem Drange genau umgekehrt! Auch in der Funktion des Gurgelns kann man eine ähnliche Entwicklung beobachten: Anfänglich ist man gar nicht sicher davon, ob es eine Reaktion auf ein Verhalten der Eltern oder Geschwister ist; es scheint von allem und jedem ausgelöst zu werden. Später wird es immer mehr eine Reaktion auf

¹⁾ Es gibt freilich Ausnahmen. So sah ich einmal ein Junges von 45 Tagen, das genau wie ein alter Vogel gurgelte, jedoch mit dem jugendlichen Laut.

die Heimkehr der Familienmitglieder, also ein freudiges Begrüssen und seine volle Funktion wird schliesslich erst erreicht, wenn das ♂ ♀ ♀ damit herbeizulocken versucht.

Die rôôô-Äusserung erscheint erstmalig im Alter von etwa 5 oder 6 Wochen und ist vom Anfang an mit einer Sprungbewegung, der meistens eine schwache krô-krô-Äusserung vorangeht, verbunden. Krô krô und rôôô erscheinen wohl im gleichen Alter. Anfänglich ist die rôôô-Äusserung sehr wenig intensiv, manchmal sogar kaum bemerkbar; sie wird von einem eigentümlichen fast unhörbaren „üuuuh“ begleitet. Im Übrigen ist die Äusserung der rôôô-Äusserung des älteren Vogels schon gleich, im Gegensatz zum Gurgeln, das anfänglich dem Gurgeln des verliebten ♂ gar nicht ähnelt und sich nur langsam dazu entwickelt. Wenn die Jungen die rôôô-Äusserung schon einige Zeit als Selbstzweck gezeigt haben, erhält diese eine Art Verständigungsfunktion, indem das Junge damit auf das Gurgeln der Geschwister reagiert. Man bekommt dabei die sonderbarsten „bigamen“ Verhältnisse zu sehen, z.B. hopst ein Junges um zwei gurgelnde Geschwister oder zwei hopsen ohne jede Eifersucht um ein gurgelndes Junges herum. Auch hier wieder haben wir zuerst eine selbständige Entwicklung der Äusserung, die später eine neue weitergreifende Funktion und noch später, bei der Geschlechtsreife, die noch mehr umfassende Funktion der Paarungseinleitung bekommt.

Stärkere und gut versorgte Junge machen im Alter von 2 bis 3 Monaten ausnahmsweise Kopulationsbewegungen (Aufspringen, Treten und Halsbeissen); dabei gibt es jedoch grosse individuelle Unterschiede. Ich sah dies hauptsächlich von den Jungen aus einem Neste. Zu einer richtigen Paarung kommt es dabei wohl nie, da bei diesen unreifen Handlungen wieder gerade der sinnvolle Teil, das Kontaktsuchen mit der Kloake, unterbleibt.

Die Paarbildung

Der wesentliche Unterschied zwischen ♂ und ♀ liegt in der Stimme während der Paarbildungszeit und hängt mit der Paarbildung zusammen. Das ♂ verliebt sich in das keuchende ♀, das ♀ in das laut rufende ♂. Ich habe einige Individuen mit abweichender Stimme kennen gelernt, was nicht die Paarung selbst, wohl aber die Paarbildung sehr störte.

Wenn das ♂ mit den Flügeln klappt und dadurch ein ♀ her-

beilockt, so streicht letzteres mit dem krô-krô-Verhalten leise keuchend und mit darauf folgender lautloser oder sehr leise schnarchender rôôô-Ausserung zu dem ♂ nieder; das Männchen gurgelt dabei lustig. Vielleicht liebkosen sie einander dann eine Zeitlang, danach fliegt das ♀ mit einer schwachen krô-krô-Ausserung wieder fort, macht einen Rundflug und wiederholt die Liebelei bei demselben oder einem anderen ♂. Auch nisten oder verteidigen die Verliebten das Nest gemeinschaftlich, wodurch die Zuneigung gestärkt wird. So „flirtet“ sie, indem sie fortwährend Rundflüge macht, mit allen weibchenbedürftigen Kormoranen in dem von ihr bevorzugten Kolonieviertel. Sie verliebt sich zuletzt in dasjenige ♂, welches die grösste geschlechtliche, Imponier- und Nistaktivität entfaltet. Die Schönheit des Prachtgefieders des ♂ spielt bei der Wahl gar keine Rolle. Sehr oft werden die Rollen vertauscht: das ♀ setzt sich in die Astgabel oder in die Nestmitte, das ♂ wird stehender Partner und macht Rundflüge wie sonst das ♀, jedoch mit laut schallendem krô krô und rôôô, was ihre Verliebtheit steigert. Dabei kehrt er immer nach seinem eigenen Neste zurück, fliegt also niemals zu anderen ♀ ♀. Auch bringt er oft Zweige für den Nestbau mit.

Die Funktion der Rundflüge wird besonders beim ♀ wohl die sein, dass es dabei Gelegenheit hat, sich die Lage des Nestes einzuprägen, was in einer Kolonie von mehr als 1000 Nestern nicht überflüssig ist. Ausserdem auch noch die, dass es von ♂ zu ♂ fliegen kann, um durch eifriges „Flirten“ den richtigen Partner wählen zu können. Phylogenetisch dürfte es wohl ein ausgedehnteres Hopsen oder abgekürztes Suchen von Nestmaterial darstellen und demnach vermutlich aus überwiegend männlichen Verhaltensweisen entstanden sein. Die bisexuelle Veranlagung macht dies ohne weiteres möglich; wir brauchen uns nicht darüber zu wundern, dass die Phylogenie von der bisexuellen Veranlagung Gebrauch macht, um Äusserungen, die ursprünglich bei dem einen Geschlecht eine Funktion haben, auch dem Verhalten des anderen Geschlechts in einer abgeänderten Funktion dienstbar zu machen.

Das Rangordnungsverhältnis und der Zusammenhang zwischen Kämpfen, Imponieren und „Flirten“ kommt besonders schön bei der Territoriumverteidigung zum Ausdruck. Wenn ein ♀ in ein schon „verheiratetes“ ♂ verliebt ist, so werden ihre Annäherungsversuche mit einem drohenden Kockern beantwortet. Diese imponierende Nestverteidigung macht sie jedoch

immer verliebter und sie sucht weitere Annäherungen zum betreffenden ♂, bis sie einen schmerzenden Hieb bekommt. Dieses ambivalente sich nähern und fortgehackt werden kann stunden- und tagelang dauern. Auch wenn ein „verheiratetes“ ♀ das Nest gegen einem fremden nestbedürftigen ♂ mit keuchendem Kockern verteidigt, so reizt ihn das; wenn die Hiebe das fremde ♂ nicht abschrecken, springt er hinein . . . und dann verteidigt sie sich auf einmal nicht mehr, sondern es folgt eine Liebelei! Letzteres gilt nur dann, wenn beide sich in der Paarbildungsperiode befinden. Die Ursache ist, dass in der Paarbildungszeit ein Rangordnungsverhältnis zwischen ♂ und ♀ besteht, wodurch das ♀ sich einem in ihrem Nest befindlichen ♂ nicht widersetzen kann. Mit Untreue hat dies gar nichts zu tun, denn das verheiratete ♀ lässt sich sonst nicht mit fremden ♂♂ ein. Die erwähnte Liebelei ist nur von kurzer Dauer, denn das ♀ beantwortet die Zärtlichkeiten des ♂ mehr mit passivem Widerstand als mit Liebkosungen und wird daher alsbald vom ♂ hinausgehackt oder geworfen.

Auch bei den Liebkosungen bei der Paarbildung glaubt man immer wieder zu sehen, wie das ♀ sich dem imponierenden ♂ fügt und sich ihm unterordnet. Das dauert nur kurze Zeit, die Paarbildungsperiode ist ja sehr viel kürzer (etwa 1 bis 2 Wochen) als die sexuelle Periode, denn das ♂ scheidet nicht nur einen Monat oder noch länger Geschlechtsprodukte ab, sondern auch im Winter erlischt der sexuelle Drang nicht ganz.

Über die ontogenetische Entwicklung des Paarungsverhaltens ist nicht viel zu sagen, da dieses Verhalten keine eigenen Ausdrucksformen hat; alle aus der Paarung hervorgekommenen Äusserungen werden beim zärtlichen Zusammensein benutzt. Die Geschwister leben sozusagen wie ein bisexuelles mehrköpfiges „Paar“ zusammen, bis der Herbstzug die Familie zerstreut; in gefangenem und gutversorgtem Zustande bleiben sie jahrelang, wahrscheinlich sogar fürs Leben zusammen. Auch das Zusammentreffen von einjährigen Kormoranen in der Brutkolonie führt manchmal zur Bildung eines einige Tage zusammen bleibenden Paares; ich weiss aber nicht, ob sie sich dabei nur an dem Orte, wo sie sich einzufinden pflegen, oder wie die älteren Vögel an dem Gesicht erkennen. Da in diesem Alter noch kein Lautunterschied existiert, werden diese Paare wohl oft gleichen Geschlechtes sein.

Der Lautunterschied kommt jeden Frühling vor dem Tage

zustande, an dem die Individuen in ihre Wohnviertel der Kolonie rückkehren und verschwindet schon wieder in einigen Wochen. Bisweilen macht das Keuchen beim ♀ bereits in weniger als einer Woche den â- und ô-Lauten Platz.

Der Nestbau

Auch wenn das Paar sich auf einem alten Neste des vorigen Jahres gebildet hat, wird doch daran gebaut. Aber noch viel fleissiger bauen Paare, die in einer Astgabel gebildet sind. In der Regel bringt hauptsächlich das ♂ die Zweige heran. Manchmal übergibt er diese dann dem ♀, manchmal auch legen sie gemeinsam die Zweige nieder. Mit eigentümlich zitternden Bewegungen und seitlichem Schieben oder Hinunterdrücken, wobei der Kehlsack scharfeckig vorspringt (Abb. 25) und „kôrre kôrre



Abb. 25 Nisten.

kôrre” hervorgebracht wird, wird der Zweig im Neste festgesetzt. Manchmal gelingt das nicht, besonders, wenn der Nestbau in einer Astgabel gerade angefangen ist. Dann nimmt der Kormoran den Zweig wieder auf und zittert von neuem und noch einmal usw., bis endlich der Zweig wirklich fest sitzt oder . . . der ganze Bau herunterfällt. Es ist ihm offenbar unausstehlich, dass ein loser Zweig auf seinem Neste liegt.

Wenn der Bau immer wieder herunterfällt, fängt nach einiger Zeit auch das ♀ an, Nestmaterial herbeizuschleppen. Dadurch zeigt es, dass in ihm ein Nestbedürfnis reift.¹⁾ Gelingt das Bauen

¹⁾ Freilich gibt es grosse individuelle Unterschiede: einige ♀ ♀ bringen auch noch Zweige, wenn sie ein Nest haben; auch gibt es ♀ ♀, die fast

auch dann nicht, so nimmt es sehr oft ein anderes ♂, das schon ein Nest hat: dies ist die Ursache, dass ein fest „verheiratetes“ Paar auseinander gehen kann, obwohl es dem ♀ eine Woche davor, bei der Paarbildung, noch gleichgültig war, ob das ♂ ein Nest hatte oder nicht. Jetzt „heiratet“ sie also nicht so sehr das ♂, sondern das Nest! Beim ♂ reift das Nestbedürfnis viel eher und zwar schon etwa 2 Tage nach seiner Frühlingsrückkehr in die Brutkolonie. Es nimmt dann wenn möglich ein Nest vom vorigen Jahre in Besitz, oder, wenn diese schon besetzt sind, versucht es bisweilen, sich eins z.B. durch ein Attentat zu erobern. Das geschieht also noch vor der Paarbildung. Nach dem Ausfliegen der Jungen ist das Nest dem ♀ gleichgültig, dagegen wird es vom ♂ immer noch gegen „Territoriumschränder“ verteidigt. Man kann also sagen, dass das ♂ solange es in der Kolonie wohnt, nestbedürftig ist, ausgenommen die ersten zwei Tagen. Das ♀ dagegen ist nur nestbedürftig, solange es brütig ist. Diese Tatsachen konnte ich feststellen, da ich viele Kormorane an ihrem Gesicht erkennen konnte.

Das Obenstehende betrifft die jährliche Entwicklung des Nistinstinktes bei den fortpflanzungsfähigen Kormoranen. Bei den Jungen bemerkt man eine Nistaktivität erstmalig im Alter von 2 Wochen und zwar die charakteristische Zitterbewegung mit Zweigen, jedoch ohne festsetzen. Der Zweck der Zitterbewegung ist nur, das Festsetzen des Zweiges zu fördern. Auch hier wieder reift demnach der meist spezialisierte aber nebensächlichste und phylogenetisch wohl jüngste ¹⁾ Handlungsteil zuerst und wird als sinnlose Leerlaufreaktion ausgeübt. Im Alter von ungefähr 4 bis 5 Wochen fangen die Jungen an, die Zweige wirklich festzusetzen und alsbald holen sie auch Zweige aus der Umgegend und verankern diese im Nest. Wenn das ♂ Zweige bringt, werden diese von den Jungen übernommen und im Nest festgesetzt, genau so wie es im Frühjahr das ♀ tut. Jetzt erfüllt die Zitterbewegung ihren Sinn in der ganzheitlichen Verhaltensweise des Zweigfestsetzens, wobei das vom Tier angestrebte Ziel das Festsitzen des Zweiges ist. Da ist jetzt also ein

nichts heranschleppen, obwohl ihr Verhalten ein starkes Nestbedürfnis zeigt, was z.B. daraus hervorgeht, dass sie bei Nestbesitzern einzudringen versuchen.

¹⁾ Den Reiheru scheint die Zitterbewegung zu fehlen, daher sind ihre Nester sehr locker gebaut. Dies ist darum bemerkenswert, weil die Verhaltensweisen von Reiher und Kormoran eine grosse Ähnlichkeit aufweisen.

Ziel höherer Ordnung gereift, wodurch eine mehr umfassende und mehr ganzheitliche Zielstrebigkeit entsteht. Diese verwendet daher die Verhaltensweise niedriger Ordnung (das Zittern) als Mittel zum Ziel, zur besseren Erreichung des Zieles höherer Ordnung (das Festsitzen des Zweiges). Diese Entwicklung geht noch weiter, denn wie gesagt bringt das fortpflanzungsfähige ♂ viel mehr Zweige herbei wenn es kein Nest hat, als wenn es schon ein Nest besitzt, während das ♀ nur Zweige heranbringt, wenn es nestbedürftig ist. Das heisst also, dass der nestbedürftige Kormoran (♂ und ♀) das Heranschleppen und Festsetzen von Zweigen als Mittel zu einem neuen Ziel noch höherer Ordnung verwendet, nämlich zum feurig erstrebten Besitz eines Nestes. Jetzt erst erfüllt das Zweigschleppen und -festsetzen seinen arterhaltenden Sinn bei der Fortpflanzung, denn es ist jetzt in ein mehr ganzheitliches Verhaltenssystem aufgenommen.¹⁾

Ich möchte diese Erscheinungen als „konzentrische Zielstrebigkeiten“ bezeichnen, hervorgerufen durch „konzentrische“ (ineinander geordnete) Bedürfnisse. Die inneren Ziele sind dabei erst durch die Analyse zutage getreten. Daneben lernen wir beim Aufeinanderfolgen von Paarung, Brüten und Versorgen der Jungen Ziele kennen, welche „hintereinander geordnet“ sind. Bei den gleichzeitig auftretenden Paarungs-, Paarbildungs- und Nistaktivitäten schliesslich sind die Ziele sozusagen „nebeneinander geordnet“.

Das Nistzittern stellt wohl eine phylogenetische Differenzierung der krô-krô-Äusserung dar, denn es zeigt eine grosse Ähnlichkeit damit (Laut und eckiger Kehlsack) und ausserdem geht beim Heranschleppen von Zweigen die krô-krô-Äusserung fliegend in das Nistzittern über.

Der Zusammenhang zwischen sexuellem-, Paarbildungs-, Kampf- und Imponierverhalten sowie Nestbau sei noch kurz betont. Sehr oft wird der Nestbau von diesen Verhaltensweisen eingeleitet, nur selten beginnt der Kormoran ohne Einleitung mit dem Nisten. Auch wird die Paarbildung durch das gemeinsame Nisten, Paaren, Kämpfen und Imponieren sehr gefördert.

¹⁾ Das schliesst nicht aus, dass das Ziel höchster Ordnung nicht auf andere Weise erreicht werden könnte, z.B. durch ein Attentat auf ein von einem anderen Paar bewohntes Nest.

2. Das Brüten

Es genügt zur Erwärmung der Eier nicht, dass der Kormoran sich einfach darauf setzt. Die Eier werden mit wackelnden Rumpfbewegungen, wobei der Vogel sich mit dem Schnabel am Nestrand festhält, und schiebenden Fussbewegungen in das Gefieder hinein dicht an den Körper gebracht. Diese Verhaltungsweise tritt erst auf, wenn schon einige Eier gelegt sind. Vor dieser Zeit sitzt der Kormoran einfach auf den Eiern und diese werden dabei wohl nicht recht warm. Damit stimmt überein, dass die Jungen meistens mit nur einem Tag Zwischenraum oder sogar gleichzeitig ausschlüpfen, obgleich die Eier mit 2 (bisweilen 3) Tagen Zwischenraum gelegt werden.

Schon einige Tage vor dem Legen der Eier „scheinbrüten“ die Scharben. Diesem symbolischen Brüten ist es zu verdanken, dass eine Nestmulde entsteht, denn dadurch werden die Vögel gezwungen, herangeschlepptes Nestmaterial auf den Nestrand zu legen. Sonst legen sie fast immer alles in die Nestmitte unter sich. Nur bei 2 ♀ ♀ habe ich beobachtet, dass sie eine Mulde herstellten, indem sie regelmässig zentral Zweige herauszogen und diese peripher wieder einbauten.¹⁾ Wenn weiches Material herangeschleppt wird, so wird meistens das Brüten kurz unterbrochen, um die Nestmulde damit auszupolstern.

Einjährige Kormorane sieht man manchmal auf einem verlassenen Neste scheinbrüten; ob es die Jungen auch tun, ist schwer zu sagen, denn man weiss nicht, ob diese sich wegen der noch schwachen Füßen oder durch den Brutdrang hinsetzen.

Die ontogenetische Entwicklung des Brütens zeigt eine Ausnahme von der Regel, dass der am meisten spezialisierte aber sekundäre Handlungsteil zuerst reift, denn das würde die Wackel- und Schiebebewegung sein, welche jedoch erst nach dem Erscheinen der ersten Eier reift. Übrigens wäre das Einhalten der Regel in diesem Falle unmöglich, da die genannten Bewegungen nur in der Bruthaltung ausgeführt werden können.

Dass das ♀, wenn es brütig wird (was aus dem Scheinbrüten hervorgeht), zur gleichen Zeit nestbedürftig wird, habe ich schon

¹⁾ Das ist ein schönes Beispiel der grossen individuellen Unterschiede beim Kormoran. Man könnte Hunderte von Beispielen anführen, aus denen hervorgeht, dass jeder Kormoran seine eigenen Eigentümlichkeiten hat. Mit Hilfe dieser individuellen Eigenschaften sind die Scharben oft besser zu unterscheiden als durch ihr Gesicht.

erörtert. Diese Tatsache unterstreicht noch einmal, dass man Nestbau, Paarung und Paarbildung als eine Bruteinleitung auffassen muss und dass die psychische Struktur daran angepasst ist. Auch die Paarbildung ist erst dann wirklich vollendet, d.h. das Paar ist erst dann fest „verheiratet“, wenn die Eiablage anfängt; die Paarungen jedoch finden noch lange Zeit während des Brütens statt. Die Brutdauer beträgt durchschnittlich 29 bis 31 Tage.

3. Die Aufzucht der Jungen

Das gerade ausgeschlüpfte Junge ist halb so gross wie der Kopf des alten Vogels, fast kahl und sehr hilflos. Es wird daher sehr liebevoll erwärmt und „gehudert“, wobei der Alte sich mit ein wenig ausgebreiteten Flügeln und gelockertem Gefieder auf oder über es stellt. Das ist eine Haltung, die fliessend aus dem Brüten entsteht. Beim Ausschlüpfen verwunden die Jungen sich manchmal an den Scherben der Eischale, welche durch das Gewicht des darauf sitzenden Vogels in den Körper dringen können, was meistens den Tod zur Folge hat. Sehr interessant ist es zu sehen, wie der alte Vogel während der Geburt des ersten Jungen die grösste Unruhe zeigt. Keinen Augenblick kann er stillsitzen, immer wieder schaut er in die Nestmulde, was da wohl eigentlich vorgeht. Auch lauscht er auf das nur aus nächster Nähe hörbare Piepsen. Ich glaube, dabei sogar eine „zärtliche Miene“ erkennen zu können.

Wenn das Junge einen Tag alt ist, kann es das Köpfchen erheben und um Futter betteln. Ganz vorsichtig nimmt der Alte dann das kleine Köpfchen des Jungtieres in seinen grossen Unterschnabel, so wie man Fleischklösze mit einem Suppenlöffel schöpft. Darauf hält er den Unterschnabel schräg, worauf das noch blinde Junge rein gefühlsmässig den Kopf in die gute Richtung wendet und seinen Schnabel weit öffnet. Dann fliesst der vom Alten ausgebrochene halbverdaute Brei wie durch eine Rinne in den Schnabel des Jungen. Sind die Jungen etwas herangewachsen, so betteln sie (Abb. 26) mit einem piepsenden Laut, der dem eines nicht geschmierten Schubkarrens ähnelt. Sie stecken dann unter Zeren und Rütteln den ganzen Kopf und einen Teil des Halses in den Schlund des Alten hinein (Abb. 27), ergreifen die manchmal noch frischen, bisweilen sogar noch lebenden Fische und verschlucken diese, während der Kopf

wieder herausgezogen wird. Grosse Junge schwingen bei dem Betteln die Flügel kräftig hin und her.

Der Bettellaut des jungen Kormorans ist spezifisch und nicht vergleichbar mit anderen Lauten des Kormorans oder anderer Vögel, weist also die von LORENZ (1935) erörterte „generelle Unwahrscheinlichkeit des Auslösers“ sehr schön auf. Trotzdem scheint diese Unwahrscheinlichkeit hier gar keinen Sinn zu haben, da der Stimmwechsel einige Zeit vor dem Selbständigwerden ihre Funktion überhaupt nicht beeinträchtigt. Im Alter von 9 bis 11 Wochen hört man die piepsende knarrende Stimme während des Bettelns sehr oft nach den anfänglich noch etwas heiseren adulten Lauten überschlagen



Abb. 26. Betteln.



Abb. 27. Füttern.

(erst „ê“, später „â“), wodurch eine Verhaltensweise entsteht, die der krô-krô- und der gewöhnlichen Wutäusserung ähnelt, auch kann das junge Tier dann verschiedene sonderbare Geräusche hervorbringen. Das scheint der alte Vogel überhaupt nicht zu bemerken, und seine Neigung zum Füttern wird dadurch gar nicht beeinflusst. Man fragt sich dann aber, was für einen biologischen Sinn die Unwahrscheinlichkeit des Bettelns hat!

Die phylogenetische Herkunft der Betteläusserung ist schwer anzugeben. Zwar zeigt sie nach dem Stimmwechsel grosse Ähnlichkeit mit der krô-krô-Äusserung und ich habe sogar einige sehr seltene Zwischenphasen dieser Äusserungen beobachtet, aber es ist schwer zu verstehen, wie das Betteln sich aus dem Imponieren entwickelt haben kann, da diese beiden Funktionen gar nichts miteinander zu tun haben.

Wenn die Jungen einige Zeit flügge sind und sich nicht mehr auf dem Neste aufzuhalten pflegen, beginnen viele Eltern bei ihrer Rückkehr zum Füttern Wut- und Imponierlaute, manchmal auch Gurgeln, hervorzubringen. Diese „Jungenlocktöne“

sind wohl als „Übersprunghandlungen“ zu deuten. (Vergl. nächste Arbeit S. 486).

Bei heissem Wetter werden noch nicht flügge Junge bisweilen mit Wasser versehen. Der Alte nimmt dies im Teich ein, Kropf und Kehlsack ganz voll, kommt auf das Nest und giesst einen kleinen Strahl über die Jungen aus. Diese richten sich dann (wenn sie es auf die richtige Weise tun!) hoch auf und rufen mit trichterförmig weit geöffnetem Schnabel: „Kchie kchieie . . .“, was ungefähr wie das Sperren junger Singvögel aussieht. Dann giesst der Alte Wasser in den Trichter, wobei er in der Regel seinen Schnabel in den des Junges steckt. Diese Kchie-Trinkäusserung ist dem noch unreifen Gurgeln genau gleich (siehe ontogenetische Entwicklung des Gurgelns), ist also eigentlich dieselbe Äusserung, wobei das schnelle „Kikiki“ zu einem „kchieieie-kchieie“¹⁾ ausgezogen wird. Eine Zeitlupenaufnahme im Tonfilm des juvenilen Gurgelns würde der Kchie-Trinkäusserung fast gleich sein;²⁾ es existiert aber ein unverkennbarer Unterschied, besonders die Klangfarbe ist anders, was ich durch ein „ch“ auszudrücken versucht habe. Ausserdem sind alle Zwischenstadien da, die einen fliessenden Übergang zwischen beiden Verhaltensweisen bilden. Das kiki-Gurgeln ist ja oft eine Äusserung des Jungen, womit er den heimkehrenden Alten begrüsst. Wenn dieser dazu Wasser mitbringt, bekommt die Begrüssung allmählich den Charakter des Kchie kchie-Trinkens, danach wird es wieder mehr kiki-ähnlich, usw.

Vielleicht kann dieses Verhalten folgendermassen erklärt werden: Anfänglich begrüsst die Jungen ihre heimkehrenden Eltern mit dem Kiki-Gurgeln. Da bei dieser Äusserung alles, was von oben kommt, in den trichterförmigen Schnabel fällt, wurde sie phylogenetisch der Wasserversorgung dadurch dienstbar gemacht, dass das Junge den Schnabel längere Zeit ruhig offen hielt, wodurch der Alte das Wasser mit grösserem Erfolg hineingiessen konnte. Der „Zeitlupeneffekt“ ist dann ohne weiteres klar. Die noch sehr grosse Übereinstimmung der beiden Verhaltensweisen weist vielleicht darauf hin, dass dieser Prozess gerade angefangen hat, dass wir es hier also mit dem Anfang einer phylogenetischer Differenzierung von angeborenen

¹⁾ Ieieie als lange Silbe aussprechen.

²⁾ Leider sind Zeitlupenaufnahmen im Tonfilm unmöglich.

Verhaltensweisen zu tun haben und dass die Kchie kchie-Trinkäusserung ein Oriment ist. In dieser Hinsicht sind zwei Tatsachen bemerkenswert: 1. Nur wenige Eltern bringen Wasser und auch diese tun es nicht oft, es sind aber immer dieselben. Schätzungsweise kann man sagen, dass 90% der Kormorane ihren Jungen niemals Wasser bringen, auch nicht bei dem heissten Wetter. 2. Nur ein Teil der Jungen „weiss“, wie er das Wasser auffangen muss und auch dieser tut es unsicher und zögernd. Sie fangen z.B. damit an, dass sie betteln, dann zeigen sie die Kchie-kchie-Äusserung, aber manchmal betteln sie plötzlich wieder, zeigen kurz danach wieder das Kchie, einen Augenblick später bettelt die ganze Familie und der Alte macht vergebens Versuche in einen der Schnäbel hineinzukommen, bis er zuletzt eins der Jungen auf die gewöhnliche Weise füttert und ihm anstatt Fische Wasser gibt, wie aus dem späteren Wasserverschütten des Jungen hervorgehen kann. Es bildet eher eine Ausnahme als die Regel, dass die Jungen das Wasser mit der Kchie-kchie-Trinkäusserung auffangen, ich sah es vielleicht weniger als 10 Male, einmal zusammen mit Herrn Prof. ROELS; auch erhielt ich von Herrn WAARTS eine ausführliche mündliche Beschreibung einer von ihm gemachten Beobachtung dieses Verhaltens. In den meisten Fällen wird das Wasser über die Jungen ausgegossen, wie es HAVERSCHMIDT (1933) beschrieb.

Zusammenfassend ist die Kchie-kchie-Trinkäusserung vermutlich folgendermassen entstanden: 1. die Kopulationshaltung des unteren Vogels, 2. diese Haltung erhielt eine Mitteilungsfunktion als primäre Symbolhandlung, 3. zur Verbesserung dieser Funktion wurde damit das Zurückwerfen des Kopfes und ein gurgelnder Laut verbunden (formalisierte Symbolhandlung), 4. bei dem unreifen Gurgeln des Jungen fiel die niederdrückende Kopulationshaltung fort und blieb nur das Nachobenwerfen des Kopfes mit dem juvenilen kiki-Laut, 5. diese Begrüssungsäusserung gibt als Seitenzweig die Trinkäusserung ab.

Bei den meisten Paaren brütet, füttert und trinkt das ♂ mehr als das ♀. Im allgemeinen sind die ♂♂ des Kormorans rühriger und aktiver als die ♀♀, obgleich sie doch fast immer etwas stärker und plumper gebaut sind und bei Vögeln oft eine umgekehrte Korrelation zwischen Stärke und Aktivität vorhanden ist. Es gibt aber auch Paare, bei denen das ♀ mehr an der Brutversorgung teilnimmt als das ♂, wie es auch bisweilen Paare gibt, welche aus einem kräftigen ♀ und einem schwächtigen ♂

bestehen. Nach dem Ausfliegen der Jungen pflegt der Anteil des ♀ an der Versorgung zuzunehmen.

Hinsichtlich der ontogenetischen Entwicklung des elterlichen Versorgens zeigen flügge und manchmal noch jüngere Kormoranjungen (von sogar $2\frac{1}{2}$ Wochen?) das Füttern. Meistens ist dies eine zufällige Bewegung beim Spielen mit den Geschwistern, wobei immer alle möglichen motorischen Mechanismen, worüber Kopf und Hals verfügen, in Wirkung treten. Bisweilen sah ich aber auch, wie ein Junges ein anderes anbettelte, worauf letzteres den Schnabel öffnete, ersteres den Kopf hinein steckte und sich somit ein „Scheinfüttern“ abspielte. So wurde ein aus dem Neste gefallenes ausgehungertes Junges von 4 Wochen, das ein 7 Wochen altes Tier sehr beharrlich anbettelte, einige Male durch das ältere Tier „gefüttert“, ohne jedoch einen Fisch zu bekommen. Ich habe nämlich beim scheinfütternden jungen Kormoran niemals die Schluckbewegungen beobachtet, womit die Eltern das Futter aus dem Magen in den Kropf „aufstossen“, damit die Jungen es erreichen können. Der junge Kormoran zeigt also wohl die spezialisierte Futterbewegung, nicht aber das wichtigere Aufstossen oder Erbrechen mit „Rinnenbildung“. Offenbar strebt das junge Tier noch gar nicht danach, zu füttern, sondern nur danach, die Futterbewegung auszuführen. Dies ist also genau so, wie man es der Regel nach erwarten dürfte. Auch hier kann man zwei ineinander geordnete oder konzentrische Bedürfnisse unterscheiden, von denen das sekundäre zuerst reift.

V. SUMMARY

This publication, which partly serves as an introduction to the next one of this issue, gives a general idea of the innate forms of behaviour of the mid-European Cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis* (SHAW & NODD)). These forms of behaviour are not described at any length, the characteristic features only being given. Emphasis has been laid on the functions of the forms of behaviour in relation to the total behaviour. Each form of behaviour has its own function to be detected by careful analysis.

With almost all innate forms of behaviour it appears to be possible to demonstrate their phylogenetic origin. Symbolic actions can, in the course of phylogeny, be differentiated into various forms of behaviour by means of visual exaggeration and by superimposing on them signal-movements. On account of

bi-sexual disposition the ♂ is capable of adopting feminine forms of behaviour in a new function in its behaviour-systems, and the reverse. A reflexlike reaction (the drying of its wings) seems to have arisen from instinctive behaviour by splitting off.

The manner in which the parents give their young drink has been dealt with in detail, as this system of behaviour is in the process of phylogenetically arising from a form of greeting. Only a small proportion of parents and young show this waterpouring and drinking form of behaviour.

The ontogenetic development of behaviour-systems proves in 6 cases out of 7 to be just the reverse of the biogenetic principle of HAECKEL.

In this connection the existence of „concentric purposivenesses” is expounded and explained by an hypothesis on „concentric appetites” (needs or wants).

LITERATUR

- BERNATZIK, H. A., 1929. Ein Vogelparadies an der Donau. Berlin-Wien-Zürich.
- HEINROTH, O., 1910. Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden, Verh. 5. Int. Orn. Kongr. Berlin.
- , 1928. Die Vögel Mitteleuropas. Bd. II, Berlin.
- KORTLANDT, A., 1938. De uitdrukkingsbewegingen en -geluiden van *Phalacrocorax carbo sinensis* (Shaw & Nodder). Ardea 27.
- LORENZ, K., 1937. Ueber den Begriff der Instinkthandlung. Folia Biotheoretica II.
- LORENZ, K. und TINBERGEN, N., 1938. Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans. I. Zeitschr. f. Tierpsychologie 2.
- MCDUGALL, W., 1931. An Introduction to Social Psychology, 22nd ed., London.
- , 1936. An Outline of Psychology, 7th ed., London.
- , 1935. The Energies of Men. A Study of the Fundamentals of Dynamic Psychology, 3rd ed. London.
- PORTIELJE, A. F. J., 1927. Zur Ethologie bzw. Psychologie von *Phalacrocorax carbo subcormoranus* (Brehm). Ardea 16.
- , 1938. Dieren zien en leeren kennen. Amsterdam.
- SPRANGER, E., 1931. Psychologie des Jugendalters. Leipzig.
- TINBERGEN, N., 1939. Social Organisation among Vertebrates, with special Reference to Birds. The Am. Midl. Naturalist.

WECHSELWIRKUNG ZWISCHEN INSTINKTEN

VON

A. KORTLANDT.

(UTRECHT)

INHALTSÜBERSICHT

	Seite
I. Einleitung	444
II. Wechselwirkung in der Verteilung der Energie über verschiedene Bedürfnisse sowohl als Aktion wie auch als Reaktion betrachtet	445
<i>a.</i> Beim Kormoran	446
<i>b.</i> Bei anderen Vögeln	449
Unterschiede der in Abschnitt II und III beschriebenen Wechselwirkungen	452
III. Durch Hemmung einer anderen aktivierten Triebdisposition verursachte Triebauslebungen	454
<i>A.</i> Stellung des Problems. Das Prinzip der „Übersprunghandlung“	454
Die verschiedenen Möglichkeiten bei aufwallendem Drang	455
<i>B.</i> Der Zusammenhang zwischen der energieliefernden Triebdisposition und der anstatt ihrer beim Abreagieren aktivierten Triebdisposition	462
<i>a.</i> Das Abreagieren von Fluchtdrang. Der Begriff Triebdisposition.	463
<i>b.</i> Das Abreagieren von Kampf- und Imponierdrang infolge eines Konfliktes mit einem anderen Streben	467
<i>c.</i> Das Abreagieren von Kampf- und Imponierdrang nach Kampf- und Imponiersituationen.	479
<i>d.</i> Das Abreagieren von Geschlechtsdrang, Nistdrang, Brutdrang und elterlichem Drang. Der Möwenschreckruf	483
<i>C.</i> Einfluss des eigentlich zur allochthon aktivierten Triebdisposition gehörenden Bedürfnisses auf die Abreagierungsweise	487
<i>D.</i> Die Gebundenheit an die Kognition der Abreagierungsweise Der Zusammenhang zwischen Triebdispositionensystem und reflexmässiger Reaktion]	489
<i>E.</i> Bewegungsform und Verhaltenskoordination der Übersprunghandlung	495
<i>a.</i> Zielstrebigkeit des Verhaltens und Funktion des Affektes	498
<i>b.</i> Formalisation	502
IV. Sympathetische Induktion, wobei die induzierte Äusserung eine andere Triebdisposition auslebt als die induzierende Äusserung	503
V. Aufstellung einer begrifflichen Formel für die beobachteten Tatsachen hinsichtlich des Überspringens von Drang	507
VI. Erklärung der verwendeten Begriffe	515
Englische Zusammenfassung	516
Literaturverzeichnis	519

I. EINLEITUNG

Viele Untersuchungen des Instinktproblems hatten einen bestimmten Instinkt als Gegenstand oder behandelten verschiedene Instinkte nacheinander, als ob sie als selbständige Lebenserscheinungen hypostasiert werden könnten. Bei meinen Kormoranstudien bemerkte ich, dass zwischen den Instinkten verschiedenartige Wechselwirkungen existieren. An dieser Wechselwirkung können m.A. Untersuchungen des Instinktproblems nicht vorübergehen, ohne Gefahr zu laufen, zu unrichtigen Folgerungen zu kommen, im besonderen dann, wenn man sich schon im Anfang der Untersuchung auf den Standpunkt stellt, dass es keinen Sinn hat, Instinkt und instinktive Äusserung zu unterscheiden.

Zu meinen Auffassungen über instinktive Wechselwirkung kam ich durch meine ethologischen und psychologischen Studien der Kormorane (*Phalacrocorax carbo sinensis* Shaw u. Nodder = *Ph. c. subcormoranus* Brehm) in der gut 1200 Nester umfassenden Brutkolonie bei Lekkerkerk. Dem Eigentümer, Herrn K. G. SMIT, der mir diese Untersuchungen an Ort und Stelle ermöglichte, schulde ich dafür sehr grossen Dank. Eine wertvolle Ergänzung dieser Beobachtungsmöglichkeit in der freien Natur verdanke ich dem Zoologischen Garten der Kon. Zool. Genootschap „Natura Artis Magistra“ in Amsterdam, dessen Inspektor Herr A. F. J. PORTIELJE, mir sehr behilflich war bei der Deutung der Beobachtungen, wofür ich ihm an dieser Stelle meinen herzlichen Dank ausdrücken möchte. Auch Herrn Dr. N. TINBERGEN bin ich zu grossem Dank verpflichtet für seine kritischen Bemerkungen.

Die Kormoranuntersuchungen fanden in den Jahren 1935–1938 statt und umfassen bis jetzt 1100–1200 Beobachtungsstunden.

Zuweilen habe ich Vergleiche angestellt zu dem Verhalten anderer Vogelarten, insoweit dies im Zusammenhang mit dem hier gestellten Problem von Interesse war. Dabei habe ich mich ausschliesslich auf Tierarten beschränkt, die ich aus eigener Erfahrung einigermaßen kannte und über die gute Kenner mir wertvolle Mitteilungen als Ergänzung ihrer Veröffentlichungen machen konnten. Das kam mir nämlich wichtiger vor als Beweisführung mit aus der Literatur zusammengesuchten, falsch gedeuteten Beobachtungen an mir unbekannten Tierarten, oder

mit Analogien beim Menschen. Ist doch das Verhalten von Tieren derart, dass sogar die sorgfältigste ethologische Beschreibung nicht mehr als ein mattes Schattenbild davon geben kann. Gerade die anscheinend nebensächlichen Details sind für die Deutung zuweilen von grösster Wichtigkeit.

Da die Tierpsychologen das Verhalten der Tiere sehr verschiedenartig deuten, will ich zum richtigen Verstehen meiner Abhandlung von vornherein meine Stellungnahme zu diesem Problem bekannt geben. Da meine Arbeit über die Wechselwirkung zwischen Instinkten handelt, muss ich einen Instinktbegriff voraussetzen. Ich habe versucht, diesen Instinktbegriff möglichst induktiv zu behandeln, und fasste ihn ungefähr auf wie PORTIELJE und McDUGALL.¹⁾

Das von McDUGALL aufgestellte Triebdispositionensystem, welches aus etwa 18 mehr oder weniger nebeneinander liegenden Triebdispositionen besteht, übernehme ich jedoch nicht. Vielmehr glaube ich, dass wir uns ein strukturiertes Triebdispositionensystem, das aus „ungeschieden-unterschieden“ verbundenen Differenzierungen und Integrierungen besteht, denken müssen. Für diese Auffassung spricht z.B. die Tatsache, dass verschiedene Ausdrucksbewegungen (krô-krô-Äusserungen, rôôô-Äusserungen) sowohl ontogenetisch als auch aktuell vollkommen kontinuierlich in einander übergehen, während sie doch sehr gut voneinander unterschieden werden können (KORTLANDT 1938). Sogar die Ausdrucksbewegung ist demnach nicht stereotyp. Es kommt nun darauf an, Methoden zu entwickeln, um die Struktur des Triebdispositionensystems zu untersuchen. Eine dieser Methoden habe ich in dieser Abhandlung auseinandergesetzt, während an anderen Dr. TINBERGEN und ich noch arbeiten, wobei wir uns der ethologischen bzw. der psychologischen Deutungsweise bedienen.

II. WECHSELWIRKUNG IN DER VERTEILUNG DER ENERGIE ÜBER VERSCHIEDENE BEDÜRFNISSE SOWOHL ALS AKTION WIE AUCH ALS REAKTION BETRACHTET.

Der sehr junge Kormoran hat wenig Bedürfnisse und diese werden ausserdem in der Regel sofort befriedigt. Dennoch macht er am grössten Teil des Tages Bewegungen, die nicht

¹⁾ Vergl. die Erklärung der benutzten Ausdrücke am Ende dieser Arbeit.

auf ein für die Erhaltung des Individuums notwendiges objektives Triebziel gerichtet sind und wobei es sich offenbar um das Abreagieren subjektiver Spannungen handelt. „The healthy animal must be up and doing,” sagte schon LLOYD MORGAN. Man wäre vielleicht geneigt, dieses Zitat zu ergänzen mit den Worten: „Ausser wenn es ruht, schläft oder (bei Vögeln) brütet, da das Tier dann nicht in Bewegung ist.” Diese Einschränkung ist jedoch nicht begründet, da man „doing” in weiterem Sinne auffassen muss (Bedürfnisse befriedigend oder Befriedigung anstrebbend), wozu somit auch die Brut- und Schlafbedürfnisse gehören.

Wenn wir also mit CLAPARÈDE und McDUGALL Schlafen als ein instinktmässiges Verhalten betrachten, so ist das Tier den ganzen Tag damit beschäftigt, Bedürfnisse zu befriedigen und die Befriedigung von Bedürfnisse anzustreben. Das gilt dann sowohl für das gesunde wie für das kranke Tier. Die Frage, ob dies auch für das nicht bedürfnismässige sondern reflexmässige Verhalten gilt, wird weiter unten untersucht. Da Vögel sehr wenig schlafen, aber desto mehr ruhen, muss man das Ruhen als ein wenig intensives Schlafen auffassen.

Viele Forscher sind der Auffassung, dass Ruhen und Schlafen kein Bedürfnisbefriedigen ist, sondern dass während der Ruhestunden kein einziges Bedürfnis aktiviert ist. Die Ruhestunden sollten nach ihnen die Zeit darstellen, welche übrig bleibt, wenn man die für das Anstreben von Befriedigung und die Befriedigung selbst benutzte Zeit, von den 24 Stunden des Tages abzieht. So einfach kann die Sache jedoch nicht sein, was sich zeigt, wenn eins oder mehrere Bedürfnisse fortfallen oder stärker werden:

Vergleichen wir z.B. die jungen, aber schon flüggen Kormorane im Zoologischen Garten „Artis” mit denen in der Brutkolonie. Manche Bedürfnisse werden bei den „Artisvögeln” selten aktiviert oder bei der Aktivierung leicht befriedigt: Ihre Nahrung bekommen sie z.B. ohne Mühe, während die Jungen in der Kolonie dafür schwer arbeiten müssen, sobald sie das Nest verlassen und noch nicht richtig fischen können. Weiter werden die Vögel in Artis selten aufgejagt und in der Natur sehr oft. Ferner kommen in Artis „Pfahlstreitigkeiten” weniger häufig vor als in Lekkerkerk, wo Pfahlmangel herrscht. Für andere Bedürfnisse gelten ähnliche Verhältnisse, wenn auch weniger auffallend. Das besagt jedoch nicht, dass die Jungen

Artisvögel ihre Tage in Ruhe und „Langeweile“ verbringen und dass sie stumpfsinnig in irgendeiner Ecke über ihre Gefangenschaft trauern, wie manche Tierschützer meinen. Im Gegenteil, sie ruhen kaum mehr als „wilde“ Vögel und die Zeit wird mit anstreben von Befriedigung und Befriedigen anderer Bedürfnisse ausgefüllt. So zeigen die Jungen z.B. viel mehr „prämaritale Symbolhandlungen“ (PORTIELJE 1938) im Artis als in der Brutkolonie. Das am wenigsten geschlechtlich erregte Junge im Zoologischen Garten ist immer noch viel mehr erregt als die geschlechtlichsten Junge in Lekkerkerk. ¹⁾

Für die alten Vögel gilt dasselbe: in Lekkerkerk sieht man nur ausnahmsweise und im Artis häufig im Herbst und Winter charakteristische geschlechtliche Äusserungen. ²⁾ In der Brutkolonie bemerken wir bei den Scharbenpaaren an dem Tage, an dem ihre Jungen ausfliegen, eine plötzlich sprungweise zunehmende Sexualität! (Nicht zu verwechseln mit der allmählich zunehmenden Sexualität, welche eine sich näherende 2. Brut ankündigt).

Auch wenn die jungen flüggen Scharben es in der Kolonie schwerer haben als im Zoologischen Garten, so haben sie es doch nicht so schwer als die alten Vögel, die ihre Jungen versorgen müssen oder die noch mit Paarungseinleitungen beschäftigt sind. Diesem Umstand kann es zugeschrieben werden, dass die Jungen in vielen Fällen, sowohl was die Ausdrucksbewegung als auch was das eigentliche Streben betrifft, heftiger reagieren als ihre Eltern. Die Jungen erschrecken viel eher, wenn ich in die Beobachtungshütte kriechen will: Im März, April, und Mai fliegen dann nur wenige Scharben fort, aber im Juni und Juli ergreifen alle Jungen mit grossem Lärm die Flucht, wodurch auch häufig die Jungen an andern Plätzen in der Kolonie auffliegen und durch die allgemeine Beunruhigung fliegen zuletzt auch die alten Vögel fort. Eine Kleinigkeit genügt schon zum Erschrecken der Jungen. Daraus darf man jedoch nicht den Schluss ziehen, dass die Alten es abgewöhnt haben, vor dergleichen Dingen zu erschrecken. Dagegen spre-

¹⁾ Ausnahmsweise lernte ich sexuellere Junge in Lekkerkerk kennen, das waren aber Tiere, die gar nicht aufgejagt und daher viel mehr als gewöhnlich von ihren Eltern versorgt wurden.

²⁾ Dies hat zur Folge, dass die Paare im Artis sich für Jahre oder fürs Leben und in Lekkerkerk für die „Saison“ zusammen finden.

chen nämlich 2 Gründe: Während $1\frac{1}{2}$ Monate zwischen dem Flüggewerden und dem Fortziehen aus der Kolonie gewöhnen sich die Jungen nicht an Menschen. Die erwachsenen Vögel, die im Januar–Mai vor der Paarbildung in der Kolonie ankommen, legen ihre Scheuheit in 1–2 Wochen ab, offenbar in dem Masse, wie ihre Sexualität und später ihre Neigung zum Brüten und Betreuen zunimmt. Sind ihre Jungen fortgezogen, so werden diese Paare wieder scheuer. Die Scheuheit ist also nur während der Fortpflanzungsperiode durch die dann vorherrschenden Bedürfnisse fortgepresst. Eine andere Beobachtung derselben Art führt LORENZ (1927) an, ohne jedoch eine Erklärung zu geben. Seine jungen Dohlen (*Coloeus monedula spermologus* Vieill.) waren ausserordentlich schreckhaft, die brütenden Dohlen nicht. Da diese Tiere (auch die Jungen) vollständig an ihren Pfleger gewöhnt waren, kann angeborene Scheuheit schwerlich erklären, dass die Jungen soviel schreckhafter sind als die Alten.

Für die Neugier gilt dasselbe; sogar Junge von 5 Monaten zeigten manchmal starkes Interesse für ein einfaches Loch in der Erde; Brutvögel dagegen sind durch wichtigere Beschäftigungen in Anspruch genommen.

Nestjunge, die keine Geschwister haben, mit denen sie spielen können, betteln wahrscheinlich sogar ohne Hunger bei ihren Eltern, da sie offenbar nichts besseres zu tun haben. Weiter ruhen sie etwas mehr als die anderen, die es geselliger in der Welt getroffen haben.

Die jungen Kormoranen im Artis jagen häufiger auf Zweige und dgl. Beutesymbole, als die Jungen in der Brutkolonie; sowohl im Zoo wie in der Brutkolonie „scheinjagen“ die Jungen häufiger als die erwachsenen, mit der Fortpflanzung beschäftigten Vögel (Lebende Fische gibt es nicht im Artisteich).

Als wir im Zoo 3 Junge zu den andern Scharben in den Teich setzten, zeigte der dort anwesende einjährige Vogel das grösste Interesse (welches vermutlich aus dem Herdenbedürfnis entsprang) für die Neuangekommenen, während bei den älteren Vögeln die sozialen Bedürfnisse wahrscheinlich durch die Sexual- und Brutbedürfnisse fortgepresst waren, da sie wenig Interesse für die neu Angekommenen zeigten und die „Fuchstaufe“ dem Einjährigen und den Reihern überliessen. Ein zweijähriger Kormoran nahm dabei gewissermassen eine Zwischenstellung ein; dieses Tier zeigte schon schwache Sexual- und Nistaktivität.

Eine ähnliche Wechselwirkung zwischen Sozial- und Fortpflanzungsbedürfnis beschreibt PORTIELJE (1938) beim Kiebitz (*Vanellus vanellus* L.). Ein Schar Kiebitze wurde im „Artis“ in einem ziemlich kleinen Käfig gehalten und dadurch dauernd in eine soziale Gemeinschaft gezwungen. Als der Frühling kam, war keine Rede von geschlechtlicher Aktivität, weil die sozialen Bedürfnisse gezwungenermassen auch weiterhin vorherrschten. Eines Tages wurde die Gesellschaft geteilt und nur 2 Paare in dem Käfig zurückgehalten. Die sozialen Bedürfnisse konnten nun zurückgedrängt werden und sofort fingen die Paarungseinleitungen an.¹⁾

Bei den im Zoo brütenden Storchenpaaren (*Ciconia ciconia* L.) befindet sich ein Paar, von dem das ♂ ein übermässiges Baubedürfnis, jedoch wenig entwickelte Brut- und Betreuungsbedürfnisse zeigt. Während der ganzen Brutzeit schleppt er immer nur Zweige heran, zeigt dagegen keine Brut- und Fütteräusserungen. Das Baubedürfnis hat in diesem Falle die elterlichen Bedürfnisse fast vollständig fortgepresst oder vielleicht auch ist umgekehrt das Baubedürfnis so stark, weil die elterlichen Bedürfnisse schwach sind (mündliche Mitteilung von Herrn PORTIELJE).

Bei einem im Artis brütenden Schwanenpaar (*Cygnus olor* Gm.) beschreibt PORTIELJE (1936), wie das ♂ kein Brutbedürfnis zeigte, sich aber in der Paarungszeit und beim Versorgen der Jungen ganz normal verhielt. Während seiner „Ferien“, als das ♀ brütete, konnte er seine Energie auch nicht loswerden durch verteidigen des Territoriums, weil dahin sich ausschliesslich ♀ ♀ und einjährige Junge verirrten, welche sofort die Flucht nahmen, wenn er herankam. Während seiner Ferien liess dieses ♂ sich mit einem anderen ♀ ein. Da diese Neigung erst an den Tat trat, als erstgenanntes ♀ brütete, schreibt PORTIELJE es der freigekommenen Energie zu und bemerkt, dass „Müssigkeit aller Laster Anfang ist“. Jedoch ist es auch möglich, dass der sexuelle Zyklus bei dem ♂ länger dauerte als bei dem ♀ und er dadurch zur Untreue getrieben wurde.

Weiter will ich noch auf eine Beschreibung des Verhaltens von fast ausgefärbten Silbermöwen (*Larus argentatus* Pont.) hinweisen, welche zwar ein normales Paarungsverhalten zeigten und auch

¹⁾ Es wäre interessant, nachzugehen, ob der Hormonspiegel des Blutes in einem einzigen Tag auf Frühjahrsintensität ansteigen kann.

kopulierten, jedoch keine Eier bekamen und also offenbar noch nicht geschlechtsreif waren (TINBERGEN, 1936): „Die Jungen ♂♂ von solchen Paaren sind die allergrössten Raufbolde, die in der Kolonie zu finden sind. Auch Mulden drehen solche Paare bis ins unendliche. PORTIELJE, der mir dergleichen Erscheinungen bei Fischen zeigte, sagt dann: Die ganze Energie, die im Zusammenhang mit dem veränderten Stoffwechsel des Tieres während der Fortpflanzungsperiode erzeugt wird, muss es loswerden, und wenn diese nicht via der Kopulation einen Ausweg findet, geschieht es auf anderen Wegen; dies ist eine Deutung, der wir uns auch hinsichtlich der Möwen anschliessen können. Das wütende Kämpfen und Nisten von solch jungen Tieren würde auf diese Weise begreiflich sein, wenn wir annehmen, dass die Kopulationen wirklich ganz steril sind, was in Übereinstimmung steht mit dem Ausbleiben von Eiern.“

Die genannten Beispiele weisen darauf hin, dass das Verhalten des Tieres nicht aus der Summe einer Anzahl Triebauslebungen zusammengestellt ist, sondern dass vielmehr primär die Aktion vorhanden ist, welche sich unter näher zu untersuchenden Einflüssen über verschiedene Bedürfnisse verteilt, von denen Ruhen nur ein und nicht einmal das wichtigste Bedürfnis ist.

Schon ARISTOTELES sagte, dass Leben ein selbstätiges Bewegen ist. Das lebende Tier reagiert nicht nur, sondern, „von Natur eigene Triebfedern mitbringend, von innen heraus getrieben“ (PORTIELJE), spielt das Agieren eine wichtige Rolle.

Ohne Ursache keine Folge. Nimmt man die Umweltstrukturen, worauf das Tier zu reagieren pflegt, fort, so nimmt die allgemeine Aktivität des Tieres nicht nennenswert ab. Das Tier reagiert dann aber auf Umweltstrukturen, für die es früher kaum Interesse hatte, und zwar durch zwei gewissermassen entgegengesetzte Vorgänge: Erstens durch Schwellenwerterniedrigung der Verhaltensweisen, welche auf die beseitigten Umweltstrukturen reagierten (LORENZ) und zweitens kommt der Energieüberschuss anderen Verhaltensweisen zugute. Diese unverkennbare Beobachtungstatsache beweist, dass die Umweltstrukturen nur Anlass und nicht Ursache für das Verhalten der Tiere sind. Nimmt man demnach eine Veranlassung fort, ohne Beseitigung der Ursache, so tritt die Folge früher oder später doch auf, und dann oft ohne merkbare äusserliche Veranlassung. Es ist daher nicht richtig, das spontane und bedürf-

nismässige Verhalten von Tieren als „Reaktionen“ zu deuten, da man experimentell festgestellt hat, dass die Umweltstruktur vollkommen nebensächlich ist. Das ursprünglich aus prinzipiellen Gründen gebrauchte Wort Reaktion hat jetzt seine Bedeutung in dieser Hinsicht verloren und ist synonym mit „Äusserung“, „Handlung“ oder „Bewegung“ geworden. Im Wesen ist das Verhalten von Tieren sowohl Aktion wie auch Reaktion.

Durch das Ausfallen des Energieverbrauchs eines bestimmten Bedürfnisses kommt diese Energie den anderen Bedürfnissen zugute.

Wenn man Ruhen, Schlafen und Brüten nicht als eine Triebauslebung betrachten will, weil man der Meinung ist, dass „Bewegen“ im engeren Sinne des Wortes das wesentliche Charakteristikum eines instinktiven Verhaltens ist, so muss man den obigen Satz folgendermassen ergänzen: Wegfallen der Wirkung eines Bedürfnisses lässt die überschüssige Energie grossenteils den anderen Bedürfnissen zugutekommen, während das Tier im übrigen etwas mehr Zeit in Ruhe verbringt. Jedoch stösst man bei dieser Auffassung auf Schwierigkeiten, z.B. beim Sichtotstellen bei Schrecken und bei der Pseudo-Schlafhaltung des Säbelschnäblers (*Recurvirostra avosetta* L.) (MAKKINK, 1936). Nach PORTIELJE ist dies ganz entschieden eine Aktion: nicht eine motorische, sondern eine affektive Aktion, wobei gleichfalls der Stoffwechsel beschleunigt wird usw.

GROOS (1930) erklärt das Spielen kausal durch ein Funktionsbedürfnis oder einen Betätigungsdrang, womit er offenbar Bewegen im engeren Sinn meint. Meiner Meinung nach liegt jedoch bei der Verteilung der vorhandenen Energie das Wichtige darin, dass das Tätigsein Bedürfnisse betrifft, wobei das Tier sich stark, wenig oder (in einer bestimmten Haltung) gar nicht bewegt. Anstatt zu reden von Funktionsbedürfnis, Betätigungsdrang, Bewegungsdrang und Bewegungstrieb, folgere ich, dass der Überschuss an Energie allen Bedürfnissen – mit oder ohne Bewegung – zugute kommt.

Umgekehrt wird die Energie, welche zur stärkeren Aktivierung eines bestimmten Bedürfnisses benötigt ist, den anderen Bedürfnissen entnommen.

Aus den oben angeführten Beobachtungen von PORTIELJE und TINBERGEN könnte man den Eindruck erhalten, dass der Energieüberschuss nur den Fortpflanzungsbedürfnissen zugute käme, da diese Autoren ein Ausleben anderer Bedürfnisse nicht erwähnen.

Bei meinen Kormoranstudien bemerkte ich jedoch, dass daneben auch Fliehen, Neugier, Betteln, Fischen und soziale Verhaltensweisen beeinflusst werden. Da Ethologen und Psychologen meistens besonderes Interesse zeigen für das Verhalten bei der Fortpflanzung, ist die Beeinflussung der anderen Bedürfnisse vermutlich übersehen worden. Jedenfalls rechtfertigen meine Kormoranbeobachtungen das Vermuten, dass die Energie, die durch das Wegfallen der Wirkung eines Bedürfnisses zur Verfügung steht, mehr oder weniger gleichmässig über alle anderen Bedürfnisse verteilt wird, oder wenigstens über die Bedürfnisse, bei denen das Agieren (d.h. die endogene Reizerzeugung im Sinne von LORENZ) gegenüber dem Reagieren überwiegt. Wie bei jeder Wechselwirkung könnte man auch hier die Frage stellen, wo der Angriffspunkt der Wechselwirkung liegt. Vielleicht liegt der Angriffspunkt bei der Attention oder Aufmerksamkeit, und man könnte daher die Stärke eines Bedürfnisses in Attentionszeit-Prozentsätzen ausdrücken (diese Definierungsweise braucht aber nicht mit derjenigen, die ich auf S. 516 gebe, zusammenzufallen).

Dieses Resultat gibt uns gleichzeitig einen wesentlichen Unterschied zwischen der in diesem Abschnitt besprochenen Wechselwirkung in der Verteilung von Energie über die verschiedenen zu befriedigenden Bedürfnisse und der im folgenden Abschnitt zu erläuternden Wechselwirkung, wobei der in einem bestimmten Augenblick aufwallende Drang, wenn er nicht ausgelebt werden kann, auf bestimmte Weise über eine andere Triebdisposition in einer „Übersprunghandlung“ abreagiert wird.

Ein anderer grundsätzliche Unterschied zwischen dieser und der folgenden Wechselwirkung scheint mir zu sein, dass im ersten Fall nicht nur der Drang, sondern offenbar auch das Bedürfnis beeinflusst wird, was im letzten Fall nicht stattfindet. Daher kommt es, dass die in diesem Abschnitt besprochenen Verhaltensweisen nicht diejenigen Kennzeichen aufweisen, wodurch man die Übersprunghandlung von anderen Handlungen unterscheiden kann. Weder, was die Kognition, noch was die Ausdrucksbewegung und das eigentliche Streben betrifft sind die in diesem Abschnitt beschriebenen Verhaltensweisen von gewöhnlichen autochthon aktivierten Handlungen zu unterscheiden. Daraus kann geschlossen werden, dass es echte autoch-

thon aktivierte Handlungen sind, im Gegensatz zu den allochthon aktivierten Übersprunghandlungen, bei welchen die Kognition grossenteils übersprungen wird, die Bewegungsform verschieden ist und McDUGALLS „behaviour is purposive“ fehlt (Abschnitt III).

Die jungen Scharben sind im Artis wirklich sexuell; für die alten Vögel gilt dasselbe, wie sich bei den Kopulationen zeigt, welche im Zoo mehr als ein halbes Jahr lang zu gelingen scheinen (allerdings ohne eierlegen). Die nicht brütenden Vögel erschrecken tatsächlich und sind wirklich neugierig und sozial. Die Kiebitze gingen zum Paaren und Brüten über, der Storch baute ein echtes Nest und es war nicht nur ein einfaches „Aufraffen“ von Halmen und Zweigen; der ungetreue Schwan befruchtete das zweite Weibchen und die zu jungen Silbermöwen kämpften wirklich und zwar nicht wenig.

Wo der in diesem Abschnitt besprochene Angriffspunkt der Wechselwirkung auch liegen mag, ihr Effekt geht hervor aus der Stärke des Strebens mit allem, was drum und dran ist: Bedürfnis, Drang, Affekt, Lust, Unlust, usw. Nur ein einziger Fall ist mir bekannt, der vielleicht eine Ausnahme darstellt: das „Scheinjagen“ von gesättigten Raubtieren, das einigermaßen die Kennzeichen der Übersprunghandlung aufweist. Solange die Frage nicht entschieden ist, ob ein „gesondertes“ Jagdbedürfnis besteht, kann man dies jedoch nicht als Beweisgrund gegen meine Auffassungen anwenden.¹⁾

GROOS (1930) gibt als wichtiges Kennzeichen des Spielens an, dass die Affekte stark geschwächt sind oder sogar fehlen. Die Richtigkeit dieser Angabe glaube ich teilweise bezweifeln zu dürfen und durch eine entgegengesetzte Neigung, die aus einer anderen Triebdisposition entsteht, erklären zu können. Wenn nämlich junge Scharben mit ihren Geschwistern „spielend“ kämpfen, so tun sie das sehr sanft, aber wenn sie mit einem wildfremden jungen oder erwachsenen Vogel kämpfen, so ist es ernstlich gemeint. Dies erkläre ich dadurch, dass das Kämpfen gegen Geschwister durch die „Freundschaft“ gemildert wird, also durch ein primitives Sentiment im Sinne McDUGALL's, das sich auf das soziale Bedürfnis gründet. Dieses scheinbar

¹⁾ Vielleicht kann diese Abhandlung dazu beitragen um diese Frage dadurch schärfer zu formulieren, dass man die Kennzeichen des echten Jagens und des Scheinjagens in den Vordergrund rückt.

affektlose Verhalten bildet demnach kein Argument gegen die Auffassung, dass bei der im Vorstehenden besprochenen Weise einer instinktiven Wechselwirkung nicht nur der Drang, sondern auch das Bedürfnis mit seiner affektiven Begleiterscheinung beeinflusst wird.

III. DURCH HEMMUNG EINER ANDEREN AKTIVierten TRIEBDISPOSITION VERURSACHTE TRIEBAUSLEBUNGEN

A. Stellung des Problems

Das Prinzip der „Übersprunghandlung“.

Um dem in diesen Abschnitt gestellten Problem näher zu kommen, muss man zuerst die Frage stellen, was geschehen kann, wenn ein Bedürfnis aktiviert ist. Die einfache Beobachtung lehrt die Richtigkeit von McDougall's Worten: „The animal in which any instinctive impulse is excited does not suspend action, even though the object be remote; the impulse probably always expresses itself in action“ (Outline, 7. Aufl. S. 207).

Freilich muss man sich darüber klar sein, wie man feststellen kann, ob eine „instinctive impulse is excited“. Auch hier zeigt sich, dass man die in diesem Abschnitte besprochene Art einer Wechselwirkung zwischen Instinkten nicht untersuchen kann, ohne von einem Instinktbegriff auszugehen. Wenn man durch jahrelange Naturbeobachtungen und Experimente die Lebensweise der untersuchten Tierart kennt, so weiss man ungefähr, auf welche Umweltstrukturen und auf welche Weise das Tier zu reagieren pflegt. Man kennt also verschiedene perzeptive oder kognitive Fähigkeiten, die auf diese Strukturen eingestellt sind und die mittels der psycho-physischen Organisation mit angeborenen und erworbenen Äusserungen im Zusammenhang stehen. In der Äusserung können wir einen konativen oder exekutiven Aspekt (das eigentliche Streben) und einen damit eng verbundenen affektiven Aspekt (Ausdrucksbewegung und -laut) unterscheiden. Aus diesem Zusammenhang kann man deshalb ziemlich sicher schliessen welcher instinktive Impuls oder Drang erregt worden ist.

In dieser Weise hat man zwei Erscheinungen gefunden, die nicht zu meiner Fragestellung gehören, und welche ich also vom Anfang an bei der folgenden Besprechung ausschliessen muss: Schwellenwerterniedrigung im Sinne von LORENZ und

unreife („undifferenzierte“ PORTIELJE) Kognition bei noch nicht bzw. nicht mehr voll ausgereiftem Verhalten. Beide Erscheinungen geben Anlass zu Symbolhandlungen, weil die Selektivität des Ansprechens so gering ist, dass Objektsübertragung oder Symbolisierung der Funktion auftritt.

Reifungsprozesse der Kognition sind meines Wissens bei Tieren nur von PORTIELJE (1938) untersucht worden. Diese Prozesse gehen offenbar parallel mit dem durch Reifung wachsenden Bedürfnis.

In dem Grade, in dem ein Bedürfnis durch Reifung stärker wird, reift auch die kognitive Fähigkeit und nimmt die Selektivität zu. In dem Grade, in dem ein Bedürfnis dadurch stärker aktiviert wird, dass es längere Zeit nicht aktiv war, nimmt die Selektivität ab (Schwellenwerterniedrigung im Sinne von LORENZ, 1937). Was dies „probably always“ in McDougall's Worten betrifft, kann ich bei Vögeln nur zwei zweifelhafte Ausnahmefälle nennen. Der eine Fall scheint bei den Kämpfen von Kormoranen auf einem Nest um den Besitz des Nestes einzutreten, deren Ursache und Bedeutung mir noch rätselhaft ist.¹⁾ Der andere zweifelhafte Fall ist die „pseudo-sleeping attitude“ von Säbelschnäbler und Austernfischer, den wir gleich besprechen werden, und wobei man sich abfragen kann, ob da wohl nicht auch eine besondere Aktionsform vorliegt. Vorausgesetzt, dass mögliche Ausnahmen existieren können, darf die Arbeitshypothese aufgestellt werden, dass jeder auffallende Drang zu irgend einer Handlung führt. Das ist nicht das Ergebnis dieses Abschnittes, sondern eine Beobachtungstatsache, worauf sich die Fragestellung gründet. Die zu erörterende Erscheinung der Übersprunghandlung ist nur ein besonderer Fall dieser Regel.

Wenn wir Symbolhandlungen, die durch Schwellenwerterniedrigung oder unreife Kognition entstanden sind, ausser acht lassen, so gibt es fünf Möglichkeiten:

1. Durch die Handlung wird das vom Tier angestrebte Triebziel erreicht und damit das Bedürfnis befriedigt.

2. Die Handlung beginnt wie bei 1, jedoch wird

¹⁾ Nachschrift. Im Jahre 1939 habe ich beobachtet, dass die Aktion hier tatsächlich gehemmt wird, wahrscheinlich weil maximale Unlust hemmend wirkt.

das Triebziel nicht erreicht, weil die Handlung schon vor diesem Zeitpunkt aufhört, gleichsam „im Sande verläuft“, wonach Katharsis eintritt. Zu diesem unvollendeten Streben müsste man m.A. auch die Intentionsbewegungen rechnen, wenn ihnen die effektive Handlung nicht folgt. Ein unvollendetes Streben bekommt man ausschliesslich nur dann zu sehen, wenn bloss ein schwacher Drang aufwallt.

3. Das Streben wird gehemmt, wodurch das Tier wütend wird, die Hemmung mit Gewalt aus dem Wege räumt und das Streben normal fortsetzt (Definition des Triebziels des Kampfinstinktes nach McDougall).

4. Das Streben ist zwar auf normale Weise durch das adäquate Objekt erregt, die Umstände verhindern jedoch, dass das Streben an diesem Objekte ausgelebt wird, weil dieses z.B. ausser Bereich ist. PORTIELJE (1938) hat beschrieben, dass das Tier dann ein anderes Objekt als Symbol nimmt und daran die erstrebte Handlung ausführt. Wenn z.B. im Artis zwei kampflustige Tiere einander durch das Gitter nicht zu Leibe gehen können, so kämpfen sie manchmal gegen einen dritten Artgenossen, gegen den Menschen, gegen den Boden oder gegen eigene Körperteile. Auch bei der Scharbe kann man zuweilen sehen, dass ein besiegter Kämpfer sofort danach einen dritten Vogel angreift. MAKINK (1936) sah in einem solchen Fall, dass ein Säbelschnäbler seine Jungen hackte, GOETHE (1937) beobachtete, dass ein Silbermöwe ♂ sein ♀ angriff. Wenn jedoch kein dritter Vogel da ist, so muss der auffallende Drang auf andere Weise abreagiert werden.

5. Die Umstände verhindern das Streben ganz und gar. Zwei Vögel, deren Brutterritorien aneinander grenzen, laufen z.B. drohend vor der Grenze hin und her. Dadurch, dass sie einander reizen, wird die Drohhaltung immer intensiver und plötzlich stürzen sie wütend auf einander los. Dann aber schrecken sie vor einander zurück, halten in ihrem Angriff inne, wagen sich nicht weiter und beginnen plötzlich Nestmaterial vom Boden aufzuraffen, wonach sie sich die Federn schütteln und ihres Weges gehen. Dieses Verhalten kann erklärt werden, indem man annimmt, dass die Energie des aktivierten Kämpfens überfließt nach dem Nisten und dass danach der aktivierte Flucht-drang überfließt nach dem Federnschütteln. Dann findet der Drang also dadurch einen Ausweg, dass er eine andere Äusserung oder eine Gruppe von Äusserungen mit „Energie aus zweiter

Hand oder allochthoner Energie" aktiviert und auf diese Weise durch eine triebmässige Handlung abreagiert wird. Ich schlage vor, diese Kategorie von Handlungen Übersprunghandlungen (sparking-over-actions) zu nennen.

Dieser Begriff ist meines Wissens zuerst von PORTIELJE (1936) formuliert und erläutert, ohne ihm einen Namen zu geben. Von einem Schwane (*Cygnus olor* Gm. ♂), bei dem der Kampfdrang dadurch aufwallte, dass ein *Cygnus bewickii* (Yarrel) ♀ sich auf seinem Territorium befand, der aber den Feind nicht anzugreifen wagte, wird berichtet, „dass er immerfort Aufrafftriebäusserungen produzierte. Hier dürfte also ein emotionelles Abreagieren in Frage kommen, denn symbolische Nisttriebäusserungen bzw. „Scheinnisten" lagen hier wohl nicht vor". PORTIELJE vertrieb das *bewickii* ♀, es kehrte aber zurück, wonach „das *olor*-♂ in Imponierstellung daneben stand, Aufrafftrieb äussernd, es wagte aber aufs Neue nicht, das *bewickii* ♀ zu attackieren". Wieder vertrieb PORTIELJE das *bewickii* ♀, das „blieb nun auch in der Nähe, indem es mit der Aufrafftriebäusserung anfang und in dieser Weise also seinen Ärger abreagierte". Dann kehrte es jedoch wieder zurück und wurde nochmals von PORTIELJE vertrieben, wonach das rechtmässige *olor*-♂ auf das Nest kam, „während das *olor*-♂ entweder in der Aufrafftriebäusserung wiederum Abspannung fand oder mit einem mehr oder weniger stärkeren Nisttrieb, dem „Beinest" gegenüber, abreagieren dürfte."

Kurz nach dieser Abhandlung erschien MAKINK's Säbelschnäblerethogramm (1936), worin er beim Behandeln der zwei Schreckrufe von „sparking over of emotion" sprach. Damit deutete er gleichfalls den Begriff Übersprunghandlung an, jedoch ist es m.E. nicht der Affekt, sondern der Drang, der überspringt (cf. Abschnitt III E), während das wichtige darin liegt, dass durch das Überspringen ein Abreagieren stattfinden kann. Die übrigen Übersprunghandlungen des Säbelschnäblers fasste MAKINK nicht als solche auf.

In seinem Buch (1938, S. 191) setzt PORTIELJE den Begriff folgendermassen auseinander: „Übrigens kann auch auf andere Weise als durch Symbolisation Katharsis entstehen und Drang-und-Affekt „abreagiert" werden. So können wir bei nicht ausgeführten Kämpfen wohl einmal sehen, wie Drang und Affekt des Kampftriebes abreagiert werden in . . . Diese Abreagierungsweisen dürfen also nicht mit instinktiven Symbolhandlungen verwechselt werden".

Einen Monat später erschien meine Abhandlung (1938), in der ich auf S. 9, 17, 20 und 27 Beispiele des Abreagierens eines allochthonen Dranges gab. Dabei machte ich noch keinen Unterschied zwischen „Drang" und „Triebdisposition" und zwischen Abreagieren des „Dranges" und des „Affektes". In der vorliegenden Veröffentlichung wollen wir die Frage untersuchen, ob diese Unterschiede einen Sinn haben.

Kurz nach diesen Abhandlungen erschien eine Arbeit von LORENZ und TINBERGEN (1938), in der über ähnliche Handlungen berichtet wird, jedoch PORTIELJE (1936) nicht erwähnt wird. Ausgangspunkt war das Verhalten der Graugans (*Anser L.*), die nach dem Erschöpfen der Eirollreaktion begann Halme aufzuraffen beim Anbieten eines Eies in der Eirollsituation.

Dieses Verhalten ist mir noch nicht klar: was wallt in dieser Gans auf, was wird nun abreagiert, was ist bei dem Tiere eigentlich erschöpft und wodurch wird die Handlung gehemmt? Drang, Affekt oder Bedürfnis?¹⁾ Vielleicht ist es möglich, dass bei diesem Tier das physiologische Bedürfnis durch wiederholtes Ausführen der Eirollbewegung fehlte, dass aber die Wahrnehmungsgestalt noch stets den Drang erregte, ohne den dazugehörigen Affekt auszulösen, wodurch günstige Bedingungen für das Überspringen des Dranges nach der Nisttriebdisposition entstanden. LORENZ und TINBERGEN stellen dieses Verhalten der Gans der ethologischen Betrachtungsweise nach auf eine Linie mit verschiedenen Verhaltensweisen, die ich als Übersprunghandlungen deute. Meiner Meinung nach besteht jedoch ein grundsätzlicher psychologischer Unterschied: Die Gans wird nämlich weder durch Umweltfaktoren, noch durch einen antagonistischen Impuls gehemmt, das Ei herein zu rollen, während das Kriterium der Übersprunghandlung gerade ist, dass die ganz normal zum Aufwallen kommende Triebausleitung durch besondere Umstände gehemmt wird und der Drang dadurch einen andern Ausweg sucht. Die Gans machte den Verfassern nach eine andere Bewegung, weil die adäquate Reaktion erschöpft war, was vielleicht nicht als eine Übersprunghandlung gedeutet werden kann. Auch betrachten LORENZ und TINBERGEN die „Wahl“ der ersetzenden Handlung als einen wahrscheinlich intelligenten Prozess („so ziemlich die höchste psychische Leistung, die wir einem Vogel überhaupt zutrauen“), während ich glaube beweisen zu können, dass dies nur durch die Struktur der Zusammenhänge in dem Triebdispositionensystem und einigermaßen auch durch die kognitiven Fähigkeiten bestimmt wird und nicht durch assoziatives Lernen beeinflusst wird.

Als ich dieses Mskr. fast abgeschlossen hatte, schrieb Herr Dr. TINBERGEN mir, dass er mit einer Arbeit über diese Handlungen beschäftigt sei und sie Substituthandlungen („Substitute actions“) nenne. Er war so freundlich, mir sein Mskr.²⁾ zu senden, wodurch ich Gelegenheit hatte, in meine Erläuterungen eine Besprechung seiner Ideen einzufügen, wofür ich ihm grossen Dank schulde. Obwohl wir unabhängig von einander zu unseren Auffassungen kamen und unsere Interessen bei der Deutung der Übersprunghandlungen sich in verschiedener Richtung bewegten, sind wir doch in fast jeder Hinsicht zu ähnlichen Schlüssen gekommen.

Den auf S. 456 unter 5. genannten Fall werden wir nun näher betrachten. Wie kann man aus dem beobachteten Verhalten schliessen, dass der Drang „überspringt“? Es liegen dreierlei Möglichkeiten vor:

5a. Das Streben beginnt ganz normal, bis es plötzlich durch ein Hindernis aufgehalten wird, worauf

¹⁾ LORENZ nimmt die Produktion eines reaktionsspezifischen Erregungstoffes an. Diese Hypothese wird u.a. schon durch die Tatsache des Drangüberspringens widerlegt. Ausserdem bleibt dann die Frage offen, warum bei Erschöpfung der Reaktion doch noch etwas im Tiere erregt wird.

²⁾ Seitdem (1939) erschienen.

das Tier eine scheinbar sinnlose Bewegung ausführt.

Dann liegt es wohl recht nahe, anzunehmen, dass der aufwallende Drang in dieser sinnlosen Bewegung eine Sicherheitsklappe findet und dadurch abreagiert wird. Ein Beispiel gab ich auf S. 456, wobei Kampfdrang und Fluchtdrang antagonistische Impulse darstellten.

Nachdem ich das Vorstehende geschrieben hatte, sah ich aus dem Mskr. TINBERGEN's, dass ein normal begonnenes Streben nicht nur durch ein antagonistisches Streben gehemmt werden kann, sondern auch durch die Situation („lack of the external releasing situation“) und dann gleichfalls zu Übersprunghandlungen führen kann. Auch erwähnt er, dass FINCH bei Intelligenzprüfungen an Schimpansen Übersprunghandlungen beobachtete. TINBERGEN bringt verschiedene Nahrungsuchübersprunghandlungen im Zusammenhang mit sexuellem Drang und bemerkt dazu: „In species like the Avocet (Säbelschnäbler, *Recurvirostra avosetta* L.) and the Garganey (Knäckente, *Anas querquedula* L.), which have very specialized feeding movements, the interpretation as feeding is easy; in species with less specialized movement might be, e.g., incomplete nesting movements“. Jedoch würde die Beobachtung der Knäckente auch als objektloses Fortsetzen eines normal begonnenen Strebens, also als Symbolisierung der Funktion, welche auf die unter 4 (S. 456) angegebene Weise verursacht wurde, gedeutet werden können. Auch glaubt TINBERGEN Pickbewegungen der Schneeammer (*Plectrophenax nivalis* L.) und einiger anderer Vögel als Nahrungsuchbewegungen erkennen zu können. Die Schwierigkeit ist nämlich die, dass die Bewegungsform der Übersprunghandlung derjenigen der entsprechenden zielstrebigem Handlung nicht ganz gleich ist und nach TINBERGEN ausserdem noch durch phylogenetische „Formalisation“ bis zur Unkenntlichkeit verändert werden kann.

Herr PORTIELJE teilte mir mit, dass der Merlinalfke (*Falco columbarius aesalon* Tunst) und der Turmfalke (*Falco tinnunculus* L.) „auf die Stelle marschierten“ in Situationen, worin ein Nahrungsuchdrangüberschuss aufwallte. Dieselbe „tretende“ Bewegung wird auch oft in der Fortpflanzungszeit beobachtet und ist dann leicht als das sanfte Sichniedersetzen auf den Eiern zu identifizieren. Während bei TINBERGEN's Schneeammer ein Fortpflanzungsdrang überspringt auf das Nahrungsuchen, sehen wir bei PORTIELJE's Falken einen Nahrungsuchdrang in ein

Fortpflanzungsverhalten einmünden. Unten werde ich weitere Beispiele anführen dieses Prinzips, das ich das Viceversaprinzip nennen möchte: Wenn ein Drang von dem A-Verhaltenssystem nach dem B-Verhaltenssystem überspringen kann, so kann auch umgekehrt ein Drang von dem B-System nach dem A-System überspringen. Ein ähnliches Phänomen wird von HUXLEY (1914) beim Haubensteissfuss (*Podiceps cristatus* (L.)) beschrieben. Eine der Paarbildungsäusserungen ist das sogen. „shaking“. Bei diesem Verhalten springt der Drang oft über und sieht man „habit-preening“. Beim Federordnen jedoch springt der Drang oft in umgekehrter Richtung über (habit-shaking). Dies geschieht sowohl im Frühjahr als im Herbst.

In Fällen, in denen das Streben normal beginnt, bis es durch einen Konflikt zwischen zwei Neigungen gehemmt wird, ist es nicht schwer zu schliessen, dass der aufwallende Drang in das darauf gezeigte scheinbar sinnlose Verhalten abreagiert wird. Viel schwerer ist das im folgenden Falle:

5b. Das Streben wird vom Anfang an durch Einmünden in ein anderes Verhaltenssystem abreagiert. Dies kann man nur dadurch feststellen, dass ein bestimmtes instinktives Verhalten gezeigt wird in Umständen, in denen es nicht über eine normale kognitive Fähigkeit erregt sein kann. Wenn wir z.B. sehen, dass zwei ♂♂ einer Vogelart aneinander grenzende Brutterritorien besitzen und immer wieder auf der Grenze Paarungseinladungen äussern, so wäre es nicht richtig, darin ein homosexuelles Verhalten zu sehen, da sie sich weiter normal heterosexuell verhalten. Viel näher liegt m.A. die Erklärung, dass sie, wie alle Territorienbesitzer, den Drang zum Kämpfen fühlen, aber es noch nicht wagen, wodurch die vorhandene Energie einen Ausweg findet in das sexuelle Verhaltenssystem. Es ist möglich, dass manche früher als Homosexualität oder als Objektsübertragung der Sexualtriebdisposition beschriebene Handlungen in Wirklichkeit ein Abreagieren von Kampfdrang darstellen. Auch MAKINK (1936) beschreibt schon ein kämpfendes Treten; GOETHE (1937) verwechselt Homosexualität mit Objektsübertragung infolge von Schwellenwerterniedrigung und sagt ausserdem, dass die „homosexuellen“ ♂♂ mit einander kämpften (vergl. auch Abreagieren des Kampfdranges bei Möwen).

Nachdrücklich weise ich noch darauf hin, dass die Fälle 5a und

5b durch zwei nicht vereinigbare Neigungen verursacht werden, welche das Tier vor einen „innerlichen Konflikt“ auf instinktivem Niveau stellen. Dieser Konflikt darf mit menschlichen Seelenkonflikten, wobei sich der Einfluss des psychischen Oberbaues geltend macht, wohl verglichen, aber nicht gleichgestellt werden. Das Tier findet dadurch einen Ausweg, dass es den einen Drang abreagiert, während der andere gewöhnlich auf normale Weise befriedigt wird.¹⁾

5c. Das Streben erreicht das Triebziel so schnell, dass nach der Befriedigung noch Drang übrig bleibt, die das Tier loswerden muss. Diese Fälle sind am zweifelhaftesten, man würde sich das Folgende denken können: Ein Vogel kehrt nach Abwesenheit auf sein Nest zurück, sieht dort einen Eindringler, wird dadurch sehr wütend, aber der Eindringler ergreift schon die Flucht, als er ihn herankommen sieht. Wenn das wütende Tier dann auf seinem Nest ankommt, ist das Objekt seiner Wut verschwunden; er ist aber noch stets

1) Es scheint mir, dass durch die Übersprunghandlung nicht beide antagonistische Impulse abreagiert werden, wie TINBERGEN (1939) glaubt. In diesem Falle würden wir es mit einer Integrierung zu tun haben, ausgenommen jedoch, dass die gewöhnliche Integrierhandlung zielstrebig ist und die Übersprunghandlung nicht.

Wenn zwei Vögel es nicht wagen, einander anzugreifen, so widersetzt sich der Fluchtdrang dem Kampfdrang. Ersterer entspringt aus dem Bedürfnis nach Sicherheit. Wenn das Tier überhaupt nicht angreift, so bedeutet das, dass es sein Bedürfnis nach Sicherheit befriedigt. Wenn jedoch dieses Bedürfnis befriedigt ist, so will das sagen, dass der Fluchtdrang sein Triebziel erreicht hat. Eigentlich ist die Bezeichnung „Fluchtinstitut“ nicht richtig, denn ein Instinkt wird durch das subjektive Triebziel bestimmt und das ist Sicherheit, während fliehen, sich verstecken, abwehren und dergleichen nur Fähigkeiten im Dienste des Sicherungsinstitutes sind.

Wenn man also bei Streitigkeiten sieht, dass die Vögel nicht kämpfen und ebensowenig flüchten, aber z.B. nisten, kann man m.A. nicht sagen, dass beide Strebungen durch Nistbewegungen abreagiert werden. Dadurch, dass nicht gekämpft wird, ist das Bedürfnis nach Sicherheit befriedigt, und dadurch wird der Sicherungsdrang oder Fluchtdrang von selbst gelöscht. Der Kampfdrang ist jedoch nicht befriedigt, denn sein Triebziel ist das Besiegen des Gegners. Daher kommt es, dass nur der Kampfdrang auf irgendeine Weise abreagiert werden muss.

Ein anderes Argument erblicke ich darin, dass der aus einer bestimmten Triebdisposition (bezüglich dieses Begriffs siehe weiter unten) auffallende Drang stets nach derselben anderen Triebdisposition überspringt, wobei es gleichgültig ist, welche dritte Triebdisposition den antagonistischen Drang liefert.

wütend. Dann liegt das eigentümliche Paradoxon vor, dass die Triebauslebung nach dem Erreichen des Triebzieles (d.h. nach der Befriedigung des Bedürfnisses) noch fortgesetzt wird, um den Drangüberschuss abzureagieren und nun durch die das Ziel erreichende Handlung verhindert wird an dem adäquaten Objekt weiter ausgelebt zu werden! Es ist ja der Effekt, der das Bedürfnis befriedigt, während durch die Aktion der Drang abreagiert wird. Solche Beobachtungen glaube ich bei den Scharben gemacht zu haben.

Diese Beispiele zeigen, dass man aus dem Verhalten des Tieres mit einem gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit folgern kann, welches Verhaltenssystem ursprünglich aktiviert wurde und in welches Verhaltenssystem die Energie einmündete und abreagiert wurde. Für diese Deutungsweise muss man sich selbstverständlich frei machen von der zuweilen vorgefassten Meinung, dass man anstatt den Instinkt, nur den sensomotorischen Mechanismus untersuchen muss. Denn die jetzt folgenden Tatsachen sind vollkommen unklar, so lange man die Begriffe wie Bedürfnis, Triebdisposition, Affekt und triebmässige Handlung nicht auseinander hält.¹⁾

Einige Verfasser ethologischer und psychologischer Abhandlungen waren so freundlich mir wertvolle Auskünfte zur Verfügung zu stellen, wodurch ich im Folgenden verschiedene Handlungen bei anderen Tieren als Übersprunghandlungen deuten kann.

Wenn man ruhende Vögel aufjagt, treten alle anderen Triebe, bei denen das Agieren gegenüber dem Reagieren überwiegt, wieder in ihre Rechte ein. Das sind keine Übersprunghandlungen, weil sie die Kennzeichen der letzteren nicht aufweisen.

B. Der Zusammenhang zwischen der energieliefernden Triebdisposition und der anstatt ihrer beim Abreagieren aktivierten Triebdisposition.

Zu meiner Überraschung bemerkte ich, dass konative Energie oder Drang, welche nicht auf die normale Weise ausgelebt

¹⁾ Diese Begriffe sind als Arbeitshypothese brauchbar und laut JAMES ist eine Idee wahr, weil und insoweit sie arbeitet, während eine Idee, die mehr arbeitet, auch wahrer ist als eine Idee, die weniger arbeitet.

wird, nach festen Regeln in bestimmte instinktive Äusserungen abreagiert wird. Fluchtdrang kann auf vielerlei Weise erregt werden: das Tier flüchtet vor Menschen, das Tier bemerkt etwas, was seinen Argwohn erregt, bei Streitigkeiten erschrecken sie vor gegenseitigen Angriffen, bei sexueller Annäherung erschrickt das eine vor dem Entgegenkommen des andern usw. Der Fluchtdrang kann dann aus verschiedenen Gründen abreagiert werden. Es kann z.B. vorkommen, dass ein Kormoran plötzlich etwas wahrnimmt, was ihn erschreckt, aber nicht stark genug um die Flucht zu ergreifen. Wenn er dann bei „näherer Betrachtung“ weiter nichts Schreckenerregendes bemerkt, bekommt man eine Übersprunghandlung zu sehen. Mit plötzlichen starken Lauten oder Bewegungen, denen Stille und Reglosigkeit folgt, kann man nach Belieben Schrecken, worauf Abreagieren folgt, erwecken. Wenn die Scharben in Lekkerkerk von Menschen verjagt werden, lassen sie sich auf dem Wasser nieder und reagieren dann häufig einen Drangüberschuss durch Badebewegungen ab. Die etwas schüchternen Jungen baden häufig einen Augenblick, bevor sie es wagen, auf einen Pfahl zu springen. Bei Streit oder „Flirt“ sehen wir häufig, dass Schrecken vor dem Ungestüm des andern entsteht, wobei also zwei antagonistische Impulse auftreten. Obwohl der Fluchtdrang meistens siegt und Kampf- bzw. Sexualdrang abreagiert werden, kann es dann auch vorkommen, dass ein plötzlicher Schrecken durch Bade- und Putzbewegungen abreagiert wird.

In allen diesen Fällen wird der Fluchtdrang abreagiert durch 1. Schütteln des Gefieders (nur mit dem Kopf, mit Kopf und Rumpf, mit Kopf, Rumpf und Flügeln, oder nur mit den Flügeln), 2. Ordnen des Gefieders mit dem Schnabel oder 3. Baden. Es ist dabei vollkommen gleichgültig, welche der drei Äusserungen zufällig ausgeführt wird: das hängt natürlich von der Situation ab, da der Kormoran nicht leicht auf dem Trocknen baden oder auf dem Wasser sich putzen wird. Hat das Tier einmal eine dieser Bewegungen gemacht, so ist der Schrecken überwunden, wie aus der Ausdrucksbewegung und auch aus dem Folgenden hervorgeht. Wenn ich versuchte, Kormorane hinter einer Deckung zu beschleichen, so erschrakten sie manchmal durch das Brechen eines Zweiges, dann wartete ich einige Augenblicke, bis ich hörte, wie sie die Federn schüttelten, womit der Schrecken verschwunden war und ich ruhig weiter schleichen konnte.

Das Sichschütteln, das Putzen und das Baden sind die „abilities“, worüber die „comfort propensity“¹⁾ verfügt. In den Fällen, in denen diese Verhaltensweisen nicht als direkte Äusserungen dieser „propensity“ gedeutet werden können, zeigt sich meiner Ansicht nach stets, dass dabei Fluchtdrang abreagiert wird. Zwar werden diese drei Handlungen unter den verschiedensten Umständen ausgeführt, weshalb PORTIELJE und ich (1938) vermuteten, dass viele Affekte dadurch abreagiert würden, jetzt sehe ich jedoch deutlich ein, dass alle jene Situationen nur eins gemeinsam haben: das Tier muss seinen Fluchtdrang loswerden und wird diesen auch tatsächlich auf diese Weise los, wie jeder Beobachter an den Ausdrucksbewegungen sehen kann. Es darf demnach geschlossen werden, dass der aufwallende Fluchtdrang oder die Fluchtenergie überspringt auf oder einmündet in eine beliebige Komfortverhaltensweise und dann abreagiert wird. Das heisst also, dass gewisse instinktive Verhaltensweisen (i.B. die Komfortverhaltensweisen) zu Gruppen, zu Verhaltenssystemen vereinigt werden können und dass zwischen diesen Gruppen gewisse strukturelle Zusammenhänge bestehen. Für ein derartiges Verhaltenssystem möchte ich die Benennung Triebdisposition verwenden. Eine Triebdisposition ist eine gemeinschaftliche psychophysische Basis einer Anzahl angeborener (und beim Menschen auch angelernter) Verhaltensweisen. Sie äussert sich dadurch, dass erstens diese Verhaltensweisen auf dasselbe oder ungefähr dasselbe Triebziel gerichtet sind (i.B.: to remove whatever produces discomfort) und zweitens kann ein übergesprungener Drang allen zu der Triebdisposition gehörigen Äusserungen zugute kommen.²⁾

Weiter glaube ich noch ein drittes Argument für die Existenz der Triebdisposition gefunden zu haben: Wenn eine Verhaltensweise „abgelaufen“ ist und ihr Triebziel erreicht, so wird dadurch nicht nur die „Schwelle“ (LORENZ) dieser Verhaltensweise erhöht, sondern auch (in kleinerem Masse) die „Schwellen“ der-

¹⁾ The propensity to remove, or to remove oneself from, whatever produces discomfort, as by scratching or by change of position (McDOUGALL, The Energies of Men).

²⁾ Obgleich ich hier zwei Definitionen für denselben Begriff gebe, ohne zu beweisen, dass sie zusammenfallen, so ist mir doch kein Fall bekannt, wobei sie nicht zusammenfallen.

jenigen Verhaltensweisen, welche auf dasselbe oder ungefähr dasselbe Triebziel gerichtet sind. Sehr auffallend ist diese Erscheinung beim Kormoran bei den Fortpflanzungsverhaltensweisen. Man muss also nicht nur von reaktionsspezifischer Schwellenerniedrigung sprechen, sondern auch von einer solchen Erscheinung, welche auf Gruppen von Reaktionen einwirkt. Ich will von Bedürfnissen und nicht von rein hypothetischen reaktionsspezifischen Erregungsstoffen sprechen, insbesondere weil es viele Reaktionen zu geben scheint, welche wohl eine Schwellenerniedrigung, jedoch bei dauernder Abwesenheit des Reizes niemals Leerlaufreaktionen zeigen, z.B. die Äusserungen des Kormorans beim Versorgen der Jungen.

Anfänglich war ich bei meinen Untersuchungen von dem McDougall'schen Instinktbegriff (in der von Portielje etwas abgeänderten Form) ausgegangen und hatte ich „Triebdisposition“ als Übersetzung für „propensity“ verwendet. Jedoch fand ich, dass die Zielstrebigkeit des Verhaltens nicht das Wesentliche der Triebdisposition ist, wie McDougall meint, sondern das Wesentliche des Bedürfnisses („appetite“). Die Triebdisposition ist also eine kausale Struktur; das Bedürfnis dagegen ruft die Zielstrebigkeit hervor. McDougall vereinigt diese beiden Funktionen in dem Begriff „propensity“ (Siehe Abschnitt III E). Nach Abschluss dieses Mskr. entdeckte ich neue Tatsachen, welche es ermöglichten, zielstrebige Bedürfnissysteme zu untersuchen (vgl. die vorige Arbeit in diesem Heft).

Es hat sich herausgestellt, dass der Zusammenhang zwischen Flucht- und Komforttriebdisposition nicht nur beim Kormoran, sondern auch bei anderen Tieren besteht. So beobachteten Portielje und ich ähnliche Verhaltensweisen bei anderen Vogelarten und auch bei vielen Säugetieren. Herr Portielje erzählte mir weiter, dass sehr viele oder alle Säugetiere bei Schrecken sich schütteln und zittern, also auch Äusserungen der Komforttriebdisposition zeigen. Der Zusammenhang zwischen den genannten Triebdispositionen existiert somit vielleicht bei allen Säugetieren ¹⁾ und Vögeln. Herr Dr. Lorenz schrieb mir, dass er scheue in „Schreckstarre“ verfallene Vögel durch Begiessen eingewöhnte. Sie schütteln sich dann, wodurch der Schrecken verschwindet. Ob durch das „Sichsträuben“ der Haare auch beim Menschen der Schrecken abnimmt, ist mir nicht bekannt.

¹⁾ Mit Analogien beim Menschen sei man vorsichtig, da beim Menschen so viel gehemmt ist, dass er sich für eine analytische Untersuchung des Instinktes wenig eignet. Ausserdem sind beim Menschen die verschiedenen Triebdispositionen nicht an bestimmte arteigene Bewegungskomplexe gebunden.

Ein schönes Beispiel kann MAKINKS Ethogramm des Säbelschnäblers (*Recurvirostra avosetta* L.) entnommen werden. Der Säbelschnäbler ist sehr fein und zart gebaut und hat dadurch mehr Angst vor körperlicher Berührung als kräftiger gebaute Vögel. Aus MAKINK's Veröffentlichungen und mündlichen Erläuterungen geht nun hervor, dass der Säbelschnäbler vor der Kopulation stets Bade- und Putzbewegungen (Picken ins Gefieder) ausführt. Offenbar kann eine Kopulation nicht stattfinden, wenn die Tiere diese Bewegungen nicht ausgeführt haben. Dieses Verhalten ist vielleicht dadurch erklärbar, dass das Tier seine Furcht vor Berührung über die Komforttriebd disposition abreagieren muss, bevor er zur Paarung übergehen kann. Vogelarten mit weniger empfindlichen Körperteilen fürchten sich weniger vor einer Berührung. Auch bei ihnen aktiviert die Kopulation die Fluchttriebd disposition einigermaßen, aber offenbar viel weniger stark, da sie erst nach der Beendigung (und auch dann nicht immer) einen Augenblick baden, sich schütteln oder sich in die Federn picken. Das kann dann auch noch dadurch verursacht werden, dass bei der Paarung das Gefieder in Unordnung gerät. Eine sekundäre Erscheinung ist hierbei, dass diese Bewegungen phylogenetisch zu einem Auslöser umgebildet und als angeborene Fähigkeit in die psychische Konstitution aufgenommen werden könnten.¹⁾ Es ist wünschenswert, dass andere Forscher die Paarung bei verschiedenartigen Vögeln von diesen Gesichtspunkten aus untersuchen, um die Richtigkeit meiner Auffassung zu prüfen.

Warum Flucht- und Komforttriebd disposition strukturgemäss eng verbunden sind, ist nicht leicht zu sagen. Vorläufig will ich mich darauf beschränken, zu bemerken, dass man die negativen Taxien der Einzelligen mit gleichem Recht zu der Fluchttriebd disposition wie zu der Komforttriebd disposition rechnen kann, wenn man mit McDUGALL den Instinkt aus seinem vom Tier angestrebten Triebziel heraus bestimmt. Vielleicht besitzen die Protozoen nur eine einzige „Ausweichtriebd disposition“, die (noch) nicht in eine Fluchttriebd disposition und eine Komforttriebd disposition differenziert ist. Es wäre daher möglich, dass die strukturellen Beziehungen im Triebdispositionensystem, wie diese durch Art und Weise des Abreagierens an den Tag treten, abhängig sind von der phylogenetischen Entwicklung des Triebdispositionensystems. Also würden Flucht- und Komforttriebd disposition eng verbunden sein, weil sie aus einer einzigen Triebdisposition entstanden sind. Obgleich dies in den meisten Fällen von Übersprünghandlungen, die ich in dieser Abhandlung nenne, möglich ist, gibt es auch

¹⁾ TINBERGEN (1939) nennt dies „formalisation“.

Fälle, in denen diese Erklärung nicht zutrifft. Zur Ergänzung weise ich darauf hin, dass die Orientierungsreaktionen oder Taxien von KÜHN ein einfaches zielstrebiges Verhalten betreffen, das ich darum mit BIERENS DE HAAN zu den Instinkten rechne. Das ist also etwas ganz anderes als die Teile einer Handlung, die man auch wohl Orientierungsreaktionen nennt, wie bei der Graugans (*Anser anser* L.) von LORENZ und TINBERGEN (1938), die ihren Hals nach dem Ei ausstreckt.

Bei heftigem Erschrecken tritt bei wohl allen Säugetieren, Vögeln und vielen niederen Tieren häufig Defäkation und Erbrechen auf. Dies sind vielleicht auch Übersprunghandlungen, obgleich ich dabei nie an den Ausdrucksbewegungen habe sehen können, dass der Schrecken tatsächlich kleiner wurde.¹⁾

Es ist ein grosser Vorteil für die menschliche Psychologie, dass die Abreagierungsweise bei umfangreichen Gruppen des zoologischen Systems gleich ist. Weil beim Menschen jede Triebdisposition so ziemlich alle motorische Mechanismen als Werkzeuge benutzen kann, ist es schwer möglich, festzustellen, welcher Drang abreagiert wird in Übersprunghandlungen wie Aufziehen der Uhr, Zigarettenanzünden u.s.w., welche man häufig bei Menschen sieht, die sich nicht ganz sicher fühlen. Darum kann die in dieser Arbeit entwickelte Methode für die Untersuchung der Zusammenhänge im Triebdispositionensystem nicht beim Menschen angewandt werden. Wenn man anstatt dessen die Zusammenhänge bei den Affen untersucht, so hat man die Schwierigkeit überwunden. Dann darf mit grosser Sicherheit erwartet werden, dass die gefundene Struktur der Zusammenhänge im Triebdispositionensystem bei den Affen auch auf den Menschen übertragen werden kann. Auf den folgenden Seiten werde ich u.a. den Zusammenhang zwischen Kampf- und Sexualtriebdisposition bei verschiedenen Säugetieren und Vögeln als Beispiel hierfür nennen (Vgl. S. 513 und 514).

Der Zusammenhang zwischen Flucht- und Komforttriebdisposition ist verhältnismässig einfach. Viel verwickelter sind die Beziehungen zwischen der Kampftriebdisposition und den verschiedenen Fortpflanzungstriebdispositionen. Dazu kommt noch, dass die Fortpflanzungsbedürfnisse in der Jugend und im Winter mehr oder weniger schlummern, wodurch es möglich wird, zu untersuchen, ob der Zusammenhang zwischen den Triebdispositionen durch die wechselnde Stärke der Bedürfnisse beeinflusst wird und wodurch wir weiter sogar das potentielle Vorhandensein von Triebdispositionen untersuchen können, welche zur Befriedigung von in der Jugend noch vollkommen inaktiven Bedürfnissen dienen.

Wenn zwei Scharben miteinander kämpfen und keine von beiden besitzt „Mut“ genug, die andere endgültig zu

¹⁾ Es gehört zu den unangenehmsten Beschäftigungen, eine „Wolke“ von Staren aufzujagen, denn aus dieser Wolke pflegt es zu „regnen“.

besiegen, so sehen wir zuerst drei Äusserungen: rhythmisches Flügelklappen, Gurgeln, zitternde Nistbewegungen. Diese Verhaltensweisen treten bei dergleichen Gelegenheiten ungefähr gleich oft und durcheinander auf, was darauf hinweist, dass es mehr oder weniger zufällig ist, welche der drei für das Abreagieren des überflüssigen Kampfdranges benutzt wird (nur beim Fehlen von Nestmaterial sieht man die Zitterbewegungen gewöhnlich nicht.) Daraus kann geschlossen werden, dass die Zusammenhänge, welche zwischen Kämpfen und Flügelklappen oder Kämpfen-Gurgeln sowie Kämpfen-Nistzittern bestehen, gleichartig sind, also „gleiche Rechte“ haben beim Abreagieren des Kampfdranges. Viel seltener wird dieser Drang durch Brüten oder Scheinbrüten abreagiert. Der Zusammenhang zwischen Kampf- und Bruttriebdisposition muss sich demnach wesentlich von den obengenannten Beziehungen unterscheiden und zwar, wie es scheint, in dem Sinne, dass der Drang zum Kämpfen besonders in die Bruttriebdisposition einmündet, wenn die anderen „Kanäle“ unter dem Einfluss anderer Umweltverhältnisse abgeschlossen sind. Ob der Kampfdrang auch in die elterliche Versorgungstriebdisposition einmünden kann, wage ich, was die Kormorane betrifft, nicht sicher zu sagen; bei anderen Vögeln kommt das tatsächlich vor (vgl. S. 486).

Es sei noch bemerkt, dass Kampftriebdisposition und Impontriebedisposition so eng miteinander verbunden sind, dass es vielleicht keinen Sinn hat, sie zu unterscheiden. Aus diesem Grund betrachten wir beide in diesem Zusammenhange, als ob sie eine einzige Triebdisposition bildeten, dies umsomehr, weil beide gewöhnlich gemengt geäußert werden.

Es ist m.A. von Bedeutung, dass es ganz gleichgültig ist, durch welche Umstände die energieliefernde Triebdisposition aktiviert wird: sie wird stets auf dieselbe Weise abreagiert. Es scheint ohne Weiteres verständlich, dass Kormorane bei Territoriumstreitigkeiten mit den Flügeln klappen, gurgeln und nistzittern und dass sie das auch tun, wenn sie „eifersüchtig“ sind. Aber sie verhalten sich ähnlich bei Pfahlkämpfen, oder wenn sie sich irgendwo durch Platzmangel drängen! Wenn Kormorane auf einen Haufen zusammen laufen, so erwacht in dem Gedränge der Kampfdrang und diese wird immer auf dieselbe Weise abreagiert. Man wird

sich meine anfängliche Verwunderung denken können, als wir im „Artis“ eine Anzahl von Scharben in eine Ecke trieben, um sie zu fangen und diese Tiere in dem Gedränge sexuelle Verhaltensweisen zeigten. Hatte ich doch die wütende öööööö-Äusserung erwartet. Jetzt sehe ich aber ein, dass man dieses Verhalten immer erwarten kann, wenn man bei Tieren, die in der Kormorane ähnliches Triebdispositionensystem haben, die Kampftriebdisposition aktiviert. Dabei ist es gleichgültig, welches Mittel man dazu anwendet. So zeigen z.B. Kampffläufer, wenn sie nach einem Transport freigelassen werden, sofort ihr „display“.

Versuche dieser Art wurden von BROEKHUYSEN (1935, 1937) angestellt. Er wollte untersuchen, welche der Fortpflanzung dienenden Äusserungen durch noch nicht geschlechtsreife Silbermöwen (*Larus argentatus* Pont.) und grosse Mantelmöwen (*Larus Marinus* L.) gezeigt werden. Man kann kaum daran zweifeln (vgl. meine vorhergehende Arbeit in diesem Heft), dass manche oder sogar viele Tierarten von frühester Jugend an sexuelle Äusserungen zeigen, welche teilweise direkt aus dem geschlechtlichen Bedürfnis entstehen; sie werden somit durch einen autochthonen sexuellen Drang aktiviert. BROEKHUYSEN gibt viele Beispiele, welche m.A. auf diese Weise gedeutet werden müssen und aus denen somit hervorgeht, dass Möwen in einem Alter von wenigen Monaten schon einigermaßen autochthon sexuell sind. Andere Beobachtungen von BROEKHUYSEN dagegen müssen anders gedeutet werden. Beim Füttern von Silbermöwen und grossen Mantelmöwen mit Brot beobachtete er sexuelle und elterliche Verhaltensweisen. Aus den Beschreibungen und Photos geht jedoch hervor, dass er diese Handlungen bei Tieren sah, welche Neigung zum Kämpfen ums Brot hatten und zwar vorwiegend, wenn sie nicht anzugreifen wagten. Ein schöneres Beispiel kann man sich kaum denken: für Sexualität war kein einziger Grund vorhanden, der Drang zum Kämpfen stand im Dienste des Hungers, wurde jedoch durch Furcht gehemmt und der aufwallende Drang mündete dadurch ein in das System der Fortpflanzungstriebdispositionen. Leider hat BROEKHUYSEN keinen Unterschied gemacht zwischen infantiler Betteläusserung und weiblicher Paarbildungseinladung, welche beide als Demuthaltung bezeichnet werden können, aber sich durch zweierlei Kopfnicken unterschieden. Ebenso wenig hat er Muldendrehen

oder Nistscharren (Bruttriebausdruck) von Zuckendgurren (Betreuungsausdruck) unterschieden. Auch PORTIELJE hat früher (1928) keinen Unterschied zwischen den letztgenannten Verhaltensweisen gemacht, später (1938) weist er auf Unterschiede hin. Wiederholung und Erweiterung der Versuche über das Kämpfen um Brot, unter Berücksichtigung der genannten Gesichtspunkte, scheint mir angebracht. Bis dahin will ich die Beobachtungen BROEKHUYSEN's folgendermassen zusammenfassen:

Jüngere Tiere reagieren den auffallenden Drang zum Kämpfen meistens durch infantile oder sexuelle „Demuthaltung“ ab. In den folgenden 3 oder 4 Jahren, wird dieser Drang immer mehr durch Balzen abreagiert, wobei wir nicht wissen, ob daran Veränderungen im Triebdispositionensystem oder Assoziationsbildungen zugrunde liegen. Herr Dr. TINBERGEN rührte bei unserem Meinungsaustausch noch eine dritte Möglichkeit an: die Änderung wird vielleicht durch einen Unterschied in der Rangordnung (besser „Klasse“ oder „Stand“) verursacht. In erster Instanz würde dies also bei der Kognition einsetzen, aber in letzter Instanz (indirekt!) in einem Wechsel der Stärke der Bedürfnisse, wodurch dieselbe objektive Situation je nach der Stärke der Bedürfnisse in der Jugend den Unterwerfungsdrang und im späteren Alter den Imponierdrang erregen könnte. Mehrere Male folgt der „Demuthaltung“ Balzen, wenigstens, wenn das Tier siegt, was übrigens nicht auszuschliessen braucht, dass der Sieg durch das Zeigen der „Demuthaltung“ errungen sein kann. Die Bezeichnung „Demuthaltung“ ist in diesem Fall vielleicht unrichtig. Es ist möglich, dass der Unterschied zwischen Demuthaltung und Balzen demjenigen zwischen Flügelklappen, Gurgeln und Nistzittern einerseits und der rôôôô-Äusserung andererseits ähnelt, wenigstens was die Zeitlage betrifft, in der das Abreagieren von Kampfdrang stattfindet. Diese Frage wird bei der Besprechung des Grades der Gebundenheit des Abreagierens an eine bestimmte Kognition erörtert. Vorläufig bemerken wir nur, dass Demuthaltung und „Balzen“ bezüglich ihrer Bedeutung in dem ganzen psychischen Leben der Silbermöwe, psychologisch ungenügend gedeutet sind.

Wohl scheint es wichtig zu sein, dass der au-Ruf wenig und der Bruttrieb- und Betreuungsausdruck selten beim Abreagieren des Kampfdranges geäussert wird. Wir können eine Frequenz-

liste der beim Abreagieren benutzten Äusserungen aufstellen:
 1. Demuthaltung und (oder) Balzen (vermutlich sexuelles Impo-
 nieren, möglicherweise mit Nebenaffecten), 2. Au-Ruf (sexuell,
 brütig und elterlich), 3. Muldendrehen und Zuckendgurren
 (brütig und elterlich-betreuend).

Das „Zweigziehen“, das auch ohne Zweige sogar im lockeren
 Sand (objektloses Zweigziehen) stattfinden kann, wird von
 BROEKHUYSEN nicht erwähnt (vgl. Seite 473).

Aus der Veröffentlichung BROEKHUYSEN's bekommt man den
 Eindruck, dass die grosse Mantelmöwe (*Larus marinus* L.) ihren
 auffallenden Drang zum Kämpfen besonders durch den au-Ruf
 und durch die Bruttrieb- und Betreuungsäusserung abreagiert.
 Ich zweifle jedoch daran, ob zwischen Silbermöwe und grosser
 Mantelmöwe ein dermassen grosser Unterschied existiert. Sind
 ja im allgemeinen die Abreagierungsweisen sogar bei wenig
 verwandten Arten genau dieselbe. Vielleicht waren die Fort-
 pflanzungsäusserungen bei den grossen Mantelmöwen nur teil-
 weise Übersprunghandlungen und andernteils autochthon akti-
 vierte Handlungen. Das zufällige Zusammensein mit Artgenossen
 auf dem Fütterplatz kann gelegentlich die Fortpflanzungs-
 bedürfnisse stimulieren, wenn sich unter ihnen „Geschlechts-
 kumpane“ befinden. Sah ich doch auch einige Male bei kämpfen-
 den Kormoranen, dass die Wut der Liebe Platz machte und ein
 „Flirt“ folgte (cf. Kormoranfilm)¹⁾. Dieses Fortpressen eines
 Dranges durch einen anderen ist somit etwas anderes, als wenn
 Wut durch sexuelle Äusserungen abreagiert wird! Bewegungs-
 form und Gebundenheit an eine bestimmte Kognition sind bei
 der allochthon aktivierten Handlung nämlich anders als bei der
 autochthon aktivierten Handlung, obgleich die Handlung im
 übrigen dieselbe ist (Abschnitt III E). Eine sexuelle Übersprung-
 handlung muss dem von der Kampftriebsdisposition über-
 springenden Drang zugeschrieben werden, während bei der mit
 autochthoner Energie aktivierten sexuellen Handlung der
 Drang durch das Wahrnehmungsbild des sexuellen „Kumpans“
 erregt wird.

Aus dem Vorhergehenden geht genügend hervor, dass BROEK-
 HUYSEN's Beobachtungen keine „gewöhnliche sozialen Hand-

¹⁾ Auf dem Film, der naturgemäss nicht mit veröffentlicht werden kann,
 aber zur Einsichtnahme ausliegt, kann man den Unterschied in der Äusse-
 rungsweise bei autochthoner bezw. allochthoner Aktivierung deutlich sehen.

lungen" oder „Reaktionen auf jeden Affekt" betreffen. Wäre seine Meinung richtig, so wären diese Äusserungen ja auch bei Schrecken, Durst, Schmerzen und mancherlei anderen Umständen zu beobachten. Aus seiner Abhandlung geht jedoch deutlich hervor, dass die Äusserungen, insoweit es keine direkten Auslebungen von autochthon aktivierten Fortpflanzungsbedürfnissen waren, aus dem gehemmten Kampfdrang entstanden.

Aus vorstehender Besprechung ist ersichtlich, wie nötig ein scharf umrissener und als Arbeitshypothese brauchbarer Instinktbegriff ist. Dass ein Instinktbegriff nicht physiologisch oder ethologisch, sondern psychologisch entwickelt werden muss, hat PORTIELJE (1938) in seinem Buch über das Triebleben auseinanderzusetzen. Ein Instinktbegriff kann übrigens als Arbeitshypothese nicht brauchbar sein, solange man die in diesem Abschnitt besprochenen Erscheinungen nicht damit erklären kann.

Die Beobachtungen BROEKHUYSEN's sind für uns deshalb wertvoll, da sie zeigen, dass der Kampfdrang auf „neutralem Gebiet" ausserhalb der Brutkolonie und im Winter durch Fortpflanzungsverhalten abreagiert wird. Auch bei der Lachmöwe (*Larus ridibundus* L.) sehen wir in dergleichen Situationen Äusserungen, welche eine sorgfältige psychologische Analyse rechtfertigen. Die betreffende Beobachtungen von KIRKMAN (1937) und STEINBACHER (1938) sind zu wenig genau; „upward display" und „forward display", welche nach STEINBACHER dasselbe wie Kiärr-Ruf und Quirr-Ruf bedeuten und primär Fortpflanzungshandlungen zu sein scheinen, sah ich bei Streitigkeiten im Winter sogar bei strengem Frost und liessen mich sehr an die Pfahlkämpfe der Scharben denken.

Für die Analyse des Abreagierens von Kampfdrang bei Silbermöwen auf dem Brutplatz besitzen wir wertvolle Beschreibungen von PORTIELJE (1928 und 1938), TINBERGEN (1932, 1936, 1937) und GOETHE (1937), welche ich ergänzen konnte durch ausführliche mündliche Mitteilungen von Herrn PORTIELJE und Herrn Dr. TINBERGEN.

Auch bei den auf dem Brutplatz kämpfenden Möwen sind Imponier- und Kampftriebsdisposition integriert, dadurch sind wir gezwungen, sie zusammen zu betrachten.

Auf dem Brutplatz wird der Kampfdrang abreagiert durch „Balzen" (Gejauchze), Au- und Katzenruf (Zärtlichkeitslaut), Bruttrieb- und Betreuungsäusserung sowie Zweigziehen. Das erste scheint eine Form von sexuellem Imponieren zu sein, das

zweite fällt zusammen mit einer Haltung, die nach TINBERGEN (mündliche Mitteilung) vielleicht ein „formalisiertes“ symbolisches Füttern der Jungen sein könnte. Die dritte Äusserung beginnt meistens mit zuckendem Gurren, wobei nach PORTIELJE und STEINBACHER Erbrechenbewegungen gemacht werden (nach PORTIELJE vielleicht symbolisches Füttern). Auf das zuckend Gurren folgt oft Muldendrehen, aber beide Handlungen scheinen auch wohl getrennt vorzukommen. Das Zweigziehen ist nicht identisch mit dem Zweigauffrassen, ersteres ist vielleicht eine echte Kampfäusserung, wobei Objektsübertragung stattfindet (Fall 4 auf Seite 456).

Als ich Herrn Dr. TINBERGEN danach fragte, meinte er sich zu erinnern, dass das Balzgejauchze bei dem schwächsten Drang vorkommt, während für den Au- und Katzenruf ein etwas stärkerer Drang nötig sein sollte. Bei heftigen Streitigkeiten beobachtet man Balzgejauchze, Au-Ruf sowie Bruttrieb- und Betreuungsäusserung. Bei den allerheftigsten Kämpfen bekommt man Balzgejauchze, Au-Ruf, Bruttrieb- und Betreuungsausdruck wie auch Zweigziehen zu sehen. Wahrscheinlich liegt hier demnach eine Reihenfolge in der Intensität vor, welche mit BROEKHUYSENS Frequenzreihe übereinstimmt. Dies weist vielleicht daraufhin, dass die Abreagierungsweise eines Kampfdranges im Frühling auf dem Brutplatz derjenigen auf dem Fütterplatz im Winter gleich ist. Das Abreagieren wird also sehr wenig durch Jahreszeit und Situation beeinflusst. (vgl. Abschnitt III C und III D). Das Zweigziehen wird von BROEKHUYSEN nicht erwähnt, vielleicht kämpften seine Möwen nicht heftig genug. TINBERGEN (im Mskr.) fasst den Bruttrieb- und Betreuungsausdruck als Nistscharren auf und bemerkt, dass diese auf dem Fütterplatz zwar im Frühjahr, jedoch nicht im Winter geäussert wird, so dass vielleicht hormonale Wirkungen die Abreagierungsweise beeinflussen. Demgegenüber bringt BROEKHUYSEN Photos von dem Bruttrieb- und Betreuungsausdruck im Winter (Oder hat BROEKHUYSEN autochthon aktivierte Handlungen beobachtet?). Selbstverständlich ist die Möglichkeit von Streitigkeiten im Frühjahr viel grösser als im Winter.

Bei den kämpfenden Möwen wurden merkwürdigerweise niemals sexuelle Äusserungen beobachtet. Als ich Herrn Dr. TINBERGEN fragte, ob dies vielleicht der Gebundenheit an die Kognition zugeschrieben werden könnte, teilte er mir mit, dass das Silbermöwen ♀ tatsächlich ausschliesslich mit dem Kopf nicht

gegen ihr eigenes ♂ oder gegen ein ♂, mit dem sie sich „verloben“ will. Der Kormoran dagegen kann auch ohne Geschlechtskumpan autochthon mit den Flügeln klappen, Gurgeln und Nistzittern. Die Bedeutung der verschiedenen instinktiven Äusserungen im Zusammenhang des Ganzen ist mir bei der Silbermöwe nicht genügend deutlich geworden. Da weiter eine genügende Anzahl von genauen Beobachtungen fehlt, konnte ich kein Strukturdiagramm des Triebdispositionensystems der Silbermöwe herstellen, obwohl sie zu den am besten untersuchten Vogelarten gehört. Hierauf glaube ich hinweisen zu müssen, weil ja tierpsychologische Untersuchungen meistens die Intelligenz betreffen. Die Wichtigkeit von scheinbar nebensächlichen Kleinigkeiten geht hervor aus der folgenden Beobachtung von TINBERGEN (1936):

„Ein fremdes Silbermöwenpaar spaziert in der Kolonie umher und kommt dabei in die Nähe des Nestes 4. Das Fremde ♂ trifft Anstalten für einen Flirt mit ♀ 4. Dieses hockt sich nieder (Bruttriebausdruck), äussert Nistbewegungen und -laute, schon bevor einer der Fremden bei ihr ist, das bedeutet eine Drohung. Das fremde ♂ erkennt das aber und setzt sich dicht zu ihr, indem es Anstalten trifft, auf demselben Platze auch zu nisten.¹⁾ Das ♀ drohte also (d.h. reagierte ihren Drang zum Kämpfen ab), das ♂ nistete gesellig mit (d.h. fasste die Äusserung des ♀ von Nest 4 also als ein Akzeptieren der Einladung auf)“. Vergleichen wir diese Beschreibung mit dem, was GOETHE (1937) berichtet: „In den einzelnen Fällen, in denen ein „Ehebruch“ beobachtet wurde, d.h. ein ♂ sich plötzlich einem anderen ♀ widmete, geschah das „Anbiedern“ in der Weise, dass das ♂ vor dem neuen ♀ den Nisttrieb (d.h. Muldendrehen und Zuckendgurren) äusserte“. Diese letzte Beobachtung beweist nichts, denn es ist ebenso gut möglich, dass die Äusserung des ♂ aus dem Drang entstand, das fremde ♀ durch Kämpfen von dem Territorium zu vertreiben! Bei den Kormoranen sah ich letzteres vielfach. Übrigens sagt GOETHE selbst, dass diese Äusserung als Trutzäusserung dienen kann.

Aus diesem Beispiel geht hervor, dass die Triebdisposition nicht identisch ist mit der triebmässigen Handlung. Es kann daher auch leicht verwirren, dass Goethe Triebhandlung manch-

¹⁾ Ähnliches „Missverstehen“ scheint auch bei Graugänsen vorzukommen (LORENZ, briefliche Mitteilung).

mal der Kürze wegen durch Trieb ersetzt. Diese Sparsamkeit ist nicht erwünscht, da es sich um verschiedene Begriffe handelt. Trieb ist ein erklärender, Triebhandlung ein beschreibender Begriff. Zwar ist die Handlung die Erscheinung des vom Bedürfnis mittels der Triebdisposition erregtem Drang, das heisst aber noch nicht, dass beide identisch sind. Das Wort Instinkt ist so oft falsch benutzt worden, dass McDougall es durch „propensity“ ersetzt hat, womit er jedoch den „Begriff“ Instinkt nicht berührte. Jetzt sprechen wir von Bedürfnis (appetite), Triebdisposition (ungefähr propensity) und Fähigkeit (ability). Wenn man das Verhalten von Tieren ethologisch studieren will, benutzt man also das Wort instinktive oder triebmässige Äusserung; das Wort Trieb benutzte man besser nicht. Instinkthandlung im Sinne von Lorenz ist wieder etwas anderes; sie ist eine Äusserung, die zugleich Mittel und Selbstzweck sein kann.

Die folgende Bemerkung Tinbergen's (1936) lohnt noch eine kurze Besprechung:

„Wenn das ♂ brütet und es kommen fremde Vögel auf das Territorium, so duldet es diese, gibt auf keinerlei Weise dem ♀ zu erkennen, dass es abgelöst werden will und das ♀ beeilt sich nicht, das ♂ abzulösen. Wenn die Ablösung endlich stattfindet, stürzt sich das ♂ wie ein Rasender auf die Eindringer und verjagt sie wütend“. Die Frage ist nun, ob das Tier seine Wut diese ganze Zeit verbissen hat. Das würde dann eine Ausnahme auf die Regel bilden, dass „the animal in which any instinctive impulse is excited does not suspend action, even though the object be remote; the impulse probably always expresses itself in action“ (McDougall). Da diese Regel die Ursache des Abreagierens angibt, frage ich mich, ob die Möwe nur ruhig nach den Eindringern sieht. Auf Grund meiner Kormoranerfahrungen würde ich erwarten, dass die Spannung sich deutlich zeigt in 1. Halmeaufraffen oder 2. intensiverem Brüten. Durch letzteres würde die Möwe weniger dann je imstande sein, von ihrem Nest aufzustehen, um die Eindringer zu verjagen. Weitere Beobachtungen über diese Frage erscheinen mir äusserst wertvoll.

Jetzt wollen wir das Abreagieren der gehemmten Auslebung des Kampfdranges beim Säbelschnäbler (*Recurvirostra avosetta* L.) behandeln. Die Tatsachen entnehme ich dem „Ethogramm“

von MAKKINK, der auch scheinbar nicht wichtige Einzelheiten ausgezeichnet beobachtet hat. Daneben haben seine mündliche Mitteilungen es mir ermöglicht, das sonderbare Verhalten der kämpfenden Säbelschnäbler psychologisch zu deuten.

Der Säbelschnäbler hat einen sehr empfindlichen und leicht verletzbaren Schnabel, den er begreiflicherweise bei Begegnungen mit Artgenossen möglichst schont. Dies will mit anderen Worten besagen, dass er es nicht wagt, es zum Kämpfen kommen zu lassen, weil die Furcht vor Schnabelverletzung offenbar einen innerlichen Konflikt zwischen zwei unvereinbaren Neigungen erregt. ¹⁾ Da der Säbelschnäbler andererseits nach MAKKINK ein sehr kampflustiger Vogel ist, der manchmal sogar Nest und Eier verlässt, um an einer „Rauferei“ teilzunehmen, muss der Kampfdrang abreagiert werden und es befremdet uns daher nicht, dass gerade der Säbelschnäbler sich hierzu eines reichhaltigen Repertoires bedient.

Die häufigste Äusserung beim Kämpfen, welche sowohl durch ♂♂ als auch durch ♀♀ gezeigt werden kann, ist „bowing“. Diese gut erkennbare Handlung ist dieselbe wie die symbolische Paarungseinladung und die Handlung des ♀ während der Kopulation: offenbar mündet der aus der Kampftriebdisposition aufwallende Drang zuallererst in die Sexualtriebdisposition ein. Nahrungssuchbewegungen werden auch bisweilen geäussert, besonders bei Kämpfen im Wasser, stehen also offenbar einigermassen mit der Kampftriebdisposition in Zusammenhang. Vielfach kommt es auch vor, dass der Vogel sich auf seinen Gegner stellt oder setzt, hier sehen wir also, dass die Kopulationsbewegungen des ♂ zum Abreagieren gebraucht werden. MAKKINK nennt es sogar „treading“, erklärt es jedoch als Kämpfen mit den Füßen. Dies scheint mir nicht richtig zu sein, denn dann würde das Tier wütend trippeln auf dem Rücken seines Gegners und sich nicht darauf stellen oder setzen. ²⁾ Wahrscheinlich sind es

¹⁾ Wohl kämpft der Säbelschnäbler wie alle Vögel mit einem zarten Schnabel vorzugsweise durch austeilen von Schlägen mit den Flügeln, aber dabei ist der Schnabel nicht ausser Gefahr.

²⁾ Fusskämpfer gibt es viele in der Tierwelt. In diesen Tagen sah ich, wie ein Känguruh ♂ (*Macropus ualabatus*), das sich in die Enge getrieben fühlte, ein anderes ♂ und Herrn PORTIELJE angriff. Es sprang auf das andere ♂ und fasste es mit der Schnauze und den Vorderfüssen, was einem Kopulationsversuch ähnelte. Auf diese Weise trat es mit den Hinterfüssen tüchtig darauf los.

nach MAKINK hauptsächlich die ♂♂, welche sich auf Gegner stellen (obwohl die ♀♀ es auch wohl tun!) was gleichfalls darauf hinweist, dass es eine männliche Kopulationsbewegung ist. Freilich hielt MAKINK es nicht für eine Kopulationsbewegung, weil der Säbelschnäbler beim Kämpfen sowohl auf ♂♂ wie auf ♀♀ sprang. Das kann aber nicht stichhaltig sein, denn die Übersprunghandlung ist viel weniger gebunden an eine bestimmte Kognition (d.h. an eine für die Reaktion erforderliche Situation) als die entsprechende zielstrebige Handlung, die aus dem adäquaten Bedürfniss hervorgeht. Auch die kämpfenden Kormorane klappen mit den Flügeln, gurgeln und nisten gegen Artgenossen desselben und des andern Geschlechts, während sie bei sexuellen Verhalten sehr gut ♂♂ und ♀♀ unterscheiden. Auch der Säbelschnäbler erkennt die Geschlechter als solche, aber das hindert ihn nicht, beim Kämpfen beide Geschlechter zu treten. Dass auch ♀♀ manchmal, aber weniger häufig als die ♂♂, die kämpfende Treibewegung machen, ist aus demselben Grund sehr begreiflich. Bei der wirklichen Kopulation ist der Säbelschnäbler viel mehr an die Kognition gebunden, wodurch MAKINK keine umgekehrte Kopulation sah. Eine bisexuelle Veranlagung dürfen wir bei allen Vogelarten annehmen (LORENZ, 1935) und tritt hier zutage durch die grössere „kognitive Freiheit“ der Übersprunghandlung. Dennoch ist das kämpfende Treten einigermassen an eine Situation gebunden, was daraus hervorgeht, dass es hauptsächlich dann stattfindet, wenn der Gegner sich setzt (Vgl. S. 492). Eine interessante Beobachtung gibt MAKINK auf Seite 16: Während eine Gruppe von Vögeln gegen einander drohend imponierten, kopulierte einer der Teilnehmer auf dem Boden! Dies ist kein Fall, wobei „the copulation instinct merely boiled over without any visibly cause“, also keine Leerlaufreaktion oder „instinct-eruption“, sondern ein Fall, in dem der aus der Kampftriebdisposition aufwallende Drang einmündete in und abreagierte wurde durch die Paarungstriebdisposition.

Ein anderes viel vorkommendes Verhalten bei Streitigkeiten ist das sich auf den Boden setzen, wobei der Kampfdrang offenbar einmündet in die Bruttriebdisposition. Dabei scheinen zwei Tatsachen für unsere Deutung von Wichtigkeit: 1. Das Sichsetzen kommt viel weniger häufig vor als „bowing“ und „treading“. Das heisst demnach, dass der aus der Kampftriebdisposition aufwallende Drang viel häufiger einmündet in die Sexualtriebdisposition als in die

Bruttriebdisposition. 2. Das Sichsetzen sieht man nur in Augenblicken der Spannung während aufregender Kämpfe. Offenbar kann der aus der Kampftriebdisposition aufwallende Drang nur in die Bruttriebdisposition einmünden, wenn der Drang genügend intensiv ist. Diese Tatsachen sind von grosser Wichtigkeit für die Erklärung.

„Bowing“-Haltung und Sichsetzen werden häufig begleitet durch Halmeaufraffen. Dann mündet der Kampfdrang also teilweise in die Nestbautriebsdisposition ein (gemengtes Verhalten). Die Bedingung für ein gemengtes Verhalten ist nicht nur, dass beide Bewegungen gleichzeitig gemacht werden können, sondern auch, dass sie psychisch vereinbar sind.

Ein sehr eigentümliches Verhalten ist die „pseudo-sleeping attitude“: Während der Streitigkeit steckt der Säbelschnäbler den Kopf in die Federn und lässt die Beine etwas erschlaffen. Man kann dann annehmen,¹⁾ dass der Kampfdrang in die Schlaftriebdisposition einmündet; eine andere Erklärung der Scheinschlafhaltung ist sehr schwierig. MAKINK vergleicht die Haltung mit einer Symptomhandlung im Sinne von FREUD. Der Säbelschnäbler habe nämlich genug vom Kämpfen und fühle Abneigung, eine leichte Abscheu vor der Situation. Dann versuche er sich (unwillkürlich!) der Situation dadurch zu entziehen, dass er seinen Kopf in die Federn stecke, um dadurch zur Ruhe zu kommen. Bei starkem Abscheu fliege er fort. Gegen diese Erklärung spricht erstens, dass das Pseudoschlafen gerade dann vorkommt, wenn die Wut am intensivsten ist und zweitens, dass das Tier nach dem Pseudoschlafen wieder zu kämpfen anfängt und also offenbar noch nicht genug davon hat.

Eine andere Erklärung gab PORTIELJE (mündliche Mitteilung): Im Augenblick der höchsten Spannung wird diese für das Tier zu stark, dadurch wird alle Aktion inhibiert und es tritt eine Art von „Katalepsie“ ein. Nach MAKINK machen die Vögel nicht den Eindruck, dass sie eine Schwäche oder Lähmung bekommen.

Scheinschlafen kommt nur vor, wenn die Wut maximal ist; erst dann wird offenbar die Schleuse geöffnet, wodurch der Kampfdrang in die Schlaftriebdisposition einmündet. Öfters geht das Tier zum Scheinschlafen

¹⁾ Wenn man mit CLAPARÈDE und McDUGALL das Schlafen als ein instinktives Streben betrachtet.

über in einem Augenblick, in dem der Gegner gerade nichts tut. Begreiflicherweise kann eine „abwartende Situation“ die Spannung auf den Höhepunkt steigen lassen, wenn die Umstände dazu Anlass geben.¹⁾

Weiter ist es wichtig, dass Scheinschlafen weniger vorkommt als Sichsetzen, dass also der aus der Kampftriebdisposition aufwallende Drang häufiger in die Bruttriebdisposition als in die Schlaftriebdisposition einmündet (Übereinstimmung von Frequenzreihe und Intensitätsreihe).

Wir können uns nun abfragen ob bei den kämpfenden Säbelschnäblern kein Muldendrehen auftritt. MAKKINK teilt es nicht mit und konnte sich, als ich ihn danach fragte, das auch nicht erinnern. Sollte es vielleicht zuweilen dem Sichsetzen vorangehen können? Weiter habe ich Herrn MAKKINK gefragt, ob er sich betreuender Äusserungen beim Kämpfen erinnerte. Die einzige spezifisch betreuende Äusserung, worüber der Säbelschnäbler zu verfügen scheint, hat er tatsächlich bei intensiv aktivierter Kampftriebdisposition beobachtet: den Möwenruf (gull-cry). Diesen Laut hört man autochthon aktiviert nur während der Brutzeit und muss als ein elterlicher „Alarm“-Ruf in Möwengefahr gedeutet werden (vgl. weiter S. 487).

Bis jetzt betrachteten wir Fälle, bei denen Kämpfen und Imponieren vollkommen gehemmt wurden infolge eines Konfliktes mit einem anderen Streben (S. 458 und 460, Fall 5a und 5b). Nun werden wir das Verhalten der Scharbe nach Situationen, welche den Imponier- und Kampfdrang erregten, besprechen. In diesen Situationen sind diese nicht trennbaren Triebdispositionen durch eine Wahrnehmungsgestalt aktiv geworden, danach fehlt aber das Wahrnehmungsbild, an dem die Handlung weiter ausgelebt werden kann (da der Gegner ge-

¹⁾ Viele *Limicolae* zeigen bei einer Verjagung vom Nest nicht nur sogenannte „Lähmungserscheinungen“, sondern setzen sich auch dann und wann, gerade so, als ob sie auf einem Nest sässen (mitgeteilt von MAKKINK, TINBERGEN und eigene Beobachtungen). Auch dieses Scheinbrüten geschieht hauptsächlich, sobald man sich nicht mehr bewegt. Dann nimmt die Spannung bei dem Tiere natürlich zu, es gerät offenbar in Verlegenheit, weil es sich gleichsam „keinen Rat mehr weiss“, „nicht mehr weiss, was es tun soll“, m.a.W. für die Situation keine passende Reaktion hat, und dann geht es unwillkürlich über zum Scheinbrüten.

flüchtet ist) und der Drang mündet nun in eine andere Triebdisposition ein (S. 461, Fall 5c).

Der folgende Bericht von einem Kolonieviertelkampf¹⁾ gibt ein schönes Beispiel dafür, wie nach dem Erobern eines bewohnten Nestes, wobei es äusserst hitzig und häufig blutig zuzugehen pflegt, kopuliert wird:

14. 3. 1938. Plötzlich zeigt sich, dass auf Nest „fr. 28“ ein heftiger Kampf von vier Scharben im Gange ist. Zweimal sehe ich, wie ein Kormoran aus dem Nest geworfen wird, wonach das siegende Paar einige Augenblicke später kopuliert. Ich erkenne es als das Paar von Nestort 2 (dieser Nestort lag schätzungsweise $1\frac{1}{2}$ m von dem Nest „fr. 28“ entfernt und war beim Bauen immer wieder aus dem Baum gefallen. Möglicherweise trug das ♀ Eier bei sich). Wieder lässt sich eine Scharbe auf Nest fr. 28 niederfallen und der Kampf beginnt erneut: das ganze Nest bildet nunmehr ein Knäuel von 6, 8 und mehr Vögeln, während ungefähr 10 andere das Nest umkreisen ohne Platz zu finden. Fortwährend werden Vögel aus dem Nest geworfen und nehmen andere ihre Stelle ein. Inmitten des kämpfenden Knäuels entdecke ich das ♀ von Nestort 2, welches sehr aktiv am Kampfe teilnimmt, während ihr Mann, den ich weniger gut individuell erkennen kann, auf Nestort 2 zu sitzen scheint. Nachdem viele Vögel hinaus geworfen sind, wird schliesslich auch ♀ 2 (verwundet?) aus Nest fr. 28 geworfen und bleibt in dem Nest nur ein Paar übrig. ♀ 2 lässt sich bald darauf wieder auf Nest fr. 28 niederfallen, wird hinaus geworfen und lässt sich dann offenbar bei ihrem ♂ auf Nestort 2 nieder. Das siegende Paar auf fr. 28 kopuliert dreimal hintereinander.

Nach einer kurzen Ruhepause landet ein Kormoran auf fr. 28, den ich als den ursprünglichen ♂ Besitzer zu erkennen glaube. Dadurch beginnt der Kampf wieder aufs neue. Auf fr. 28 sitzen alsbald mehr als fünf Vögel, während mindestens zwanzig um dasselbe herumflattern. Inzwischen lieblosen die Eheleuten von Nestort 2, dessen ♀ ich mit Sicherheit und dessen ♂ ich vermutlich erkenne, einander sehr intensiv an ihrer Neststelle. Schliesslich sitzt in fr. 28 nur ein Vogel, der sich als Sieger zu behaupten weiss. Dann springt das ♀ 2 plötzlich von ihrem Nestort auf fr. 28 und lässt ihren (vermutlichen) ♂ also im Stich! Gurgelnd sieht er es mit an. Auf fr. 28 sitzt nun also ein neugebildetes Paar, welches kopuliert. ♀ 2 ist dabei der untere, ihr neues ♂ sieht anders aus als ihr ursprüngliches ♂ und ich muss also annehmen, dass sie sich einen neuen Ehemann genommen hat. Das Paar verhält sich weiter sehr sexuell: Gurgeln, Nistzittern, rôôô-Äusserung, Hopsen, rôôô-Liebkosung, Halseübereinanderlegen, Kopfstreicheln, (cf.

¹⁾ Jeder ungepaarte Kormoran, der im Anfang des Frühjahrs in die Brutkolonie kommt, hält sich vorzugsweise in einem bestimmten Kolonieteil auf, den ich sein Wohnviertel nenne und das man nicht mit dem Brutrevier (territory) verwechseln darf. Wenn innerhalb seines Wohnviertels ein Nesteroberungskampf im Gange ist, so kämpft der ungepaarte Kormoran in diesem Nest mit, so dass das Nest alsbald voller Vögel sitzt, wobei alle gegen alle kämpfen.

vorige Abhandlung). Das ♂ wechselt die Liebkosung dann und wann dadurch ab, dass es das ♀ etwas unsanft in den Kopf beisst. Diese Beisserei halte ich für eine Äusserung des Ungewohntseins gegenüber dem fremden ♀, das sich jedoch nicht verjagen lässt. Im Laufe des Tages verschwindet diese Neigung des ♂.

Inzwischen bleibt auf Nestort 2 der Kormoran, der wie ♂ 2 aussieht, allein und gurgelt. Da Gurgeln gewöhnlich bei Anwesenheit eines Partners geäussert wird, hält er das untreue ♀ offenbar noch immer für „sein ♀“. Denn bei der Paarbildung macht das Gurgeln meistens dem Flügelklappen Platz, sobald der „balzende“ Kormoran merkt, dass seine Geliebte einen anderen auserkoren hat! (vgl. vorige Abhandlung). Während des ganzen Kampfes sah ich die Vögel, die nicht in dem Nest, sondern dicht dabei sassen, wütend kockern abgewechselt mit Flügelklappen, Gurgeln und Nistzittern. Paare, die in der Nähe sassen, liebkosten einander ausgiebig.

Aus diesen Beobachtungen geht klar hervor, wie unzertrennlich und dennoch unterscheidbar Kampftriebsdisposition und Geschlechtstriebdisposition sind. Normalerweise äussert sich die Geschlechtstriebdisposition sensu lato u.a. durch eine zunehmende Neigung zum Kämpfen, aber umgekehrt wird der Kampfdrang dem Viceversa-Prinzip nach durch intensive sexuelle Äusserungen abreagiert. So folgte dem Sieg ein bzw. ein-, drei-, und einmaliges Kopulieren und andere sexuelle Äusserungen. Man bedenke, dass es beim gewöhnlichen sexuellen Verhalten sehr selten geschieht, dass zwei Kopulationen in kurzer Zeit aufeinander folgen und dass der Kormoran in der Periode der meisten Kopulationen mutmasslich nur fünf- bis zehnmal täglich kopuliert.

In der vorigen Abhandlung in diesem Heft beschrieb ich die krôkrô- und rôôô-Äusserung beim Sichniederlassen nur ethologisch, da die psychologische Deutung dieser Äusserungen mir noch nicht möglich erschien. Mit Hilfe der neuen Kenntnisse des Abreagierens will ich jedoch jetzt versuchen eine psychologische Erklärung zu geben. Durch vergleichend psychologische Untersuchungen des Triebdispositionensystems bei den Colymbiformes, Steganopodes, und Ardeiformes, welche, wie es scheint viel Ähnlichkeit der angeborenen Handlungsweisen bei den Paarungseinleitungen aufweisen, wird es in der Zukunft vielleicht möglich sein, die Richtigkeit dieser Erklärung zu prüfen.

Wie ich in der vorigen Abhandlung beschrieb, ist die krô-krô-Äusserung eine reine Form des Imponierens, welche dazu dient, Gegner bei Pfahlkämpfen und Nachbarn bei der Brutrevierbehauptung einzuschüchtern und das ♀ verliebt zu machen.

Die Imponier- oder Selbstdarstellungstriebdisposition ist also auch hier untrennbar mit der Kampfbtriebdisposition verbunden. Wenn der Kormoran sich niederläßt, so erregt dies bei ihm also offenbar die Imponiertriebdisposition, verbunden mit der Kampfbtriebdisposition. Wenn aber kein Artgenosse auf dem Pfahl sitzt oder wenn dieser Artgenosse verjagt wird, so fehlt dem Kormoran nach dem Hinaufspringen ein Objekt, wogegen er kämpfen kann und die Bewegungsmöglichkeit, welche für das Imponieren nötig ist. Wenn dieser Triebdispositionenkomplex dann noch aktiviert ist, so kann er wegen des Fehlens der erforderlichen Situation nicht ausgelebt werden. Wie wir schon besprochen haben, kann die überflüssige Energie dann u.a. in die Geschlechtstriebdisposition einmünden. Da der Vogel sich nach dem Niederlassen und Kämpfen in einer „Situation nach einem Sprung“ befindet, ist es ziemlich selbstverständlich, dass er dazu die sexuelle „Reaktion nach dem Bespringen des Partners“, also die aus der Kopulation ableitbare rôô-Äusserung benutzt, d.h. dass die Umweltsituation nach dem Sichniederlassen oder dem Hinaufspringen und nach dem Verjagen, dem ein Hinaufspringen folgt, Übereinstimmung aufweist mit der Umweltsituation, woran die sexuelle rôô-Äusserung durch ihre kognitive Fähigkeit gebunden ist.¹⁾ Stets wird Kampf- und Imponierdrang abreagiert über die Geschlechts- oder Nisttriebdisposition. Bei dem besonderen Streben, wobei nach dem Verrichten der zielerreichenden Handlung Energie übrigbleibt, bekommen wir selten Flügelklappen, Gurgeln und Nistzittern zu sehen. Dies könnte somit der Gebundenheit an eine bestimmte Kognition zugeschrieben werden müssen, wodurch die rôô-Äusserung erregt würde, weil sie besser als die anderen Äusserungen in die Situation hineinpasst. Dies würde dann vielleicht gleichzeitig für die Umweltforschung interessant sein können.

Es scheint mir sehr wohl möglich, dass alle Auslöser und andere Ausdrucksbewegungen und Intentionsbewegungen aus primären zielstrebigem Handlungen abgeleitet werden können. Auf dieselbe Weise könnte die rôô-Äusserung primär eine symbolische Koitushandlung sein, welche im Laufe der Phylogenie sekundär zu einem sexuellen Auslöser oder Signal umgebildet ist und dann ausserdem aktuell tertiär als Übersprunghandlung

¹⁾ Hiermit nehme ich schon etwas aus Abschnitt III D vorweg.

zum Abreagieren eines anderen Dranges benutzt werden kann, wonach sie vielleicht eine neue Signalfunktion erhalten kann. Das ganze System der rôô-Äusserungen würde demnach aus der Koitushandlung entstanden sein. Falls weitere vergleichend psychologische Untersuchungen die Richtigkeit dieser Deutungsweise bestätigen, so sind fast alle Ausdrucksbewegungen der Scharbe aus der ursprünglich wirklichen bezw. symbolischen Handlung abgeleitet.

Wenden wir uns jetzt dem Abreagieren des aus anderen Triebdispositionen aufwallenden Dranges zu.

Der nicht auf die gewöhnliche Weise ausgelebte Geschlechtsdrang wird beim Kormoran zuallererst durch Nestbauen und Kämpfen abreagiert. Bei der Paarungsbiologie reagiert der stehende Partner auf das Balzen des sitzenden Partners nicht nur durch die rôô-Äusserung, sondern (hauptsächlich das ♂) auch mehrfach durch Heranschleppen von Nestmaterial. Der sitzende Partner unterbricht sein „display“ manchmal mit Nistzittern. Wenn man bei einem Kampf sieht, wie die Eheleute einander durch Liebkosungen anfeuern, so wird man nicht daran zweifeln können, dass der geschlechtliche Drang zum Kämpfen führt. Die Rundflüge bei der Paarbildung, wobei die krôkrô- und die rôô-Äusserungen beim ♂ ihre phonetische Maximumintensität erreichen, zeigen an, wie das ♂ durch sexuellen Drang zum Imponieren (selfdisplay McDougall) stimuliert wird. Man muss es wirklich selbst gesehen haben, um einzusehen, wie wichtig das Überspringen von Energie im Leben des Kormorans ist. Nach den Beschreibungen in der Literatur zu urteilen, scheint das auch bei anderen Vogelarten der Fall zu sein. In dergleichen Fällen denke man nicht, dass z.B. die Paarungseinladung eines Vogels bei dem Partner das Kämpfen „auslöst“, nichts ist weniger wahr! Denn eine Konfiguration aktiviert stets diejenige Triebdisposition, welche darauf durch eine kognitive Fähigkeit eingestellt ist (Angeborenes auslösendes Schema, LORENZ). Also wird ausschliesslich die Paarungstriebdisposition aktiviert, wenn zur Paarung eingeladen wird. Kämpft das Tier trotzdem, so müssen wir daraus schliessen, dass die Kampftriebdisposition über die allochthone Energie aus der Paarungstriebdisposition verfügt. Sonst würde man annehmen müssen, dass jede Triebdisposition empfänglich sein würde für eine ganze Reihe sehr verschiedenartiger Sche-

mata, für die andere Triebdispositionen in gleichem Masse empfänglich sind! Dann würde also z.B. eins der angeborenen Perzeptionsschemata für das Baden sein: das Sehen einer sonst schreckenenerregenden Gestalt. Wenn die Scharbe bestimmte Gefahren unterscheiden lernt, würde nach dieser ethologischen Denkart damit gleichzeitig die Empfänglichkeit der Badetriebshandlung für dieselbe Umweltsituation wechseln, weil sie sich dann ja auch badet beim Sehen von Strukturen, wobei sie sich früher nicht badete, aber die sie seitdem als „Gefahr“ zu unterscheiden gelernt hat.

Während die Energie der Geschlechtstriebdisposition häufig auf die Nestbau-, Kampf- und Imponiertriebdispositionen überspringt, scheint sie beim Kormoran selten in die Bruttriebdisposition einzumünden. Bei anderen Vogelarten scheint das gleichfalls vorzukommen; jedoch hat man dieser Tatsache nie grosse Aufmerksamkeit geschenkt.

Der Nistdrang wird meistens durch sexuelle Äusserungen abreagiert; ich vermute aber, dass auch ein Zusammenhang mit der Kampftriebdisposition besteht. So sah ich zweimal, wie ein auf einem leeren Nest instinktiv „symbolisch“ (PORTIELJE) brütender Kormoran ♂ augenscheinlich Nestmaterial zu suchen wünschte. Er begann zu gurgeln, wodurch sein ♀ auf das Nest kam, was für ihn offenbar die Bedeutung einer Ablösung hatte, da er das Nest verliess und Zweige holte. Dies glaube ich folgendermassen erklären zu können: Durch das symbolische Brüten konnte er keine Zweige suchen und der Drang sprang darum über auf die Geschlechtstriebdisposition. Zwar hätte er auch mit den Zweigen seines eigenen Nestes nistzittern können, aber seine Aufmerksamkeit war offenbar speziell auf das Suchen von Nestmaterial gerichtet, weil er stimuliert wurde durch andere ♂♂, die auf dem Boden Zweige suchten.

Es kam mir manchmal vor, dass der Nestbaudrang durch Brüten abreagiert wurde, ich konnte das jedoch nicht einwandfrei feststellen. Da ich viel weniger häufig den Eindruck bekommen hatte, dass z.B. ein geschlechtlicher Drang zum Brüten führte, ist es möglich, dass zwischen Nestbau- und Bruttriebdisposition eine besondere Beziehung besteht, z.B. ein Integrieren (vgl. PORTIELJE 1936).

Auch umgekehrt bekam ich öfters den Eindruck dass die Bruttriebdisposition die Nestbautriebdisposition stimulierte, aber

dann fungiert die Nestbautriebsdisposition hinsichtlich der Bruttriebsdisposition als Fähigkeit (ability), ¹⁾ da ja zum Eierlegen ein Nest nötig ist. Vielleicht kann das eigentümliche Erobern von Nestern bei der Scharbe erklärt werden, wenn man untersucht, ob durch das Tragen von Eiern ein Bedürfnis nach einem Nest entsteht. ²⁾ Ohne Zweifel muss jedoch der grösste Teil des Übersprungnistens der Geschlechtstribsdisposition in weiterem Sinn zugeschrieben werden.

Wenn einer der Partner auf dem Nest bei dem brütenden Vogel ankommt, kann letzterer es nie unterlassen, zu nistzittern oder zu gurgeln. Auch dies stellt ein Abreagieren dar des Dranges, durch die Ankunft des Partners bei dem brütenden Vogel erregt. Wenn wir Nistbewegungen sehen nach dem Schlüpfen der Jungen, so besagt das somit noch nicht, dass das Nistbedürfnis zu dieser Zeit noch aktiv ist. Jedoch machte ich auch Beobachtungen, wobei die Nistbewegungen nicht als Abreagieren der Energie aus zweiter Hand erklärt werden konnten, und das Nistbedürfnis scheint demnach auch während des Heranwachsens der Jungen und sogar mitten im Winter ein wenig aktiv zu bleiben.

Bei der Silbermöwe hat TINBERGEN (1936) beim Ablösen beim Brüten Nistbewegungen, Bruttrieb- und Betreuungsausdruck sowie Katzenruf (eine Modifikation des au-Rufs) wahrgenommen. Es ist nicht klar, ob damit Geschlechtsdrang (Rückkehr des Geschlechtskumpans) oder Brutdrang (Ablösung) abreagiert wird.

MAKKINK (1936) sah, wie der Säbelschnäbler bei der Ablösung „bowing“-Handlungen ausführte (Paarungseinladung), Halme aufraffte und einmal eine Eintauchbewegung (formalisierte Paarungseinleitung?) machte; bei anderen Vögeln wurden ähnliche Verhaltensweisen beobachtet. Es wäre interessant, alle Vögel hinsichtlich dieses Verhaltens miteinander zu vergleichen.

Auf Seite 479 sagte ich bereits, dass der Säbelschnäbler und

¹⁾ Es kommt vielfach vor, dass eine Tribsdisposition als Fähigkeit im Dienste eines ganz anderen Bedürfnisses steht. Man denke an Kämpfen bei verschiedenen Strebungen, an Imponieren bei sexuellem Verhalten, an Hamstern beim Fressen, an Erbrechen (Brechtriebsdisposition) beim Füttern, an Demut bei sexuellem Verhalten des ♀ und beim Betteln des Jungen.

²⁾ Nachschrift. Tatsächlich beobachtete ich einige Male im April 1939, dass das ♀ wenn es Eier erwartet und brütig ist, starkes Bedürfnis nach einem Nest zeigt und dafür nötigenfalls ihr ♂ im Stich lässt. Das ♂ dagegen ist während der ganzen Fortpflanzungszeit, solange er in der Kolonie lebt, ausgenommen den ersten 2 Tagen, nestbedürftig.

andere *Limicolae*, wenn sie vom Nest verjagt werden, nicht nur „Lähmungserscheinungen“ (injury-feigning) zeigen, sondern auch Scheinbrüten. Die antagonistischen Impulse sind nun also Fluchtdrang und Brutdrang, ersterer wird wirklich ausgelebt und letzterer wird durch ein objektloses Fortsetzen des Strebens abreagiert (Fall 4, S. 456). Ausserdem ist es merkwürdig, dass bei diesem Verhalten ebenso „bowing“ vorkommen kann, also offenbar auch Brutdrang durch sexuelles Verhalten abreagiert wird. Ob dabei auch Nistbewegungen vorkommen, konnte MAKKINK auf meine Nachfrage hin nicht bestimmt sagen. TINBERGEN (1939) hält das „bowing“ in diesem Fall für eine Nahrungsuchbewegung; auch kann es sein, dass beide vorkommen.

Während die Bruttriebdisposition beim Kormoran vermutlich mit der sexuellen wie mit der Triebdisposition zur Versorgung der Jungen zusammenhängt, ist die Bruttriebdisposition bei der Silbermöwe sicherlich sehr eng mit der Betreuungstriebdisposition verbunden (vgl. PORTIELJE 1928, 1938).

Besonders wenn die Jungen flügge sind, kann man oft beobachten, wie der sich zum Füttern niederlassende alte Kormoran Imponier- und Wutlaute ausstösst oder gurgelt, bis die Jungen herankommen und gefüttert werden. Merkwürdigerweise wird dabei nicht mit den Flügeln geklappt oder nistend gezittert, vielleicht weil die lärmenden Übersprunghandlungen eine Funktion als „Jungenlockton“ bekommen haben und die schweigenden Äusserungen in dieser Situation rudimentär geworden sind. Besonders das ♀ schreit „wütend“ darauf los und lockt die Jungen aus grosser Entfernung herbei. Durch „Formalisierung“ (siehe Abschnitt III E) hat die Übersprunghandlung hier eine Mitteilungsfunktion bekommen und ist das Schweigen des ♀ sogar überkompensiert. Auch scheint dieser Übersprungwutton beim ♀ ein wenig verschieden von dem echten Wutton zu sein.

Anschliessend an diese Besprechung der durch gehemmte Strebungen verursachten Wechselwirkung im Fortpflanzungstriebdispositionensystem von 3 gut untersuchten Vogelarten¹⁾ will ich noch auf die Schreckäusserungen des Säbelschnäblers hinweisen (nach Beobachtungen von MAKKINK):

Der Säbelschnäbler hat einen gewöhnlichen Schreckruf in Situationen, die im allgemeinen Schrecken erregen, daneben

¹⁾ Ich habe mich nur auf drei Arten beschränkt, weil andere Vögel m.A. zu wenig untersucht oder zu ungenau beschrieben sind.

zeigt er einen Möwenschreckruf, welcher ungefähr vom Eierlegen an beim Sehen von Möwen geäussert wird und eine alarmierende Funktion hat (Eiräuber!) Der Möwenschreckruf ist also eine Äusserung, wobei die Bruttriebdisposition oder die Betreuungstriebdisposition integriert mit der Fluchttriebdisposition und zu einem vollständig neuen instinktiven Verhalten Anlass gibt, es sei denn, dass man dem „gull-cry“ den Schreckcharakter absprechen will (Schrecken ist die affektive Begleitung des Flüchtens). Diese „Fluchtbruttriebdisposition“ wird gleichzeitig bedürfnismässig aktiv mit der Bruttriebdisposition und ist gebunden an das Sehen einer Möwe.

Nun beobachtete MAKINK, dass in Umständen, in denen meistens der gewöhnliche Schreckruf geäussert wird, dieser zuweilen mit dem Möwenschreckruf abwechselt und umgekehrt. Beide Fälle treten ein, wenn der Schreckaffekt sehr heftig ist und MAKINK erklärt dies als eine Art Überspringen („sparking over“), also als „psychischen Kurzschluss“ infolge der hohen Spannung. Damit hat er die in meiner Abhandlung entwickelten Auffassungen schon sehr gut angedeutet, nur lässt er nicht den Drang, sondern den Affekt überspringen. Auch das Vice-versa-Prinzip hat er hierbei beschrieben.

Schliesslich weise ich noch darauf hin, dass beim Überspringen die zum Abreagieren gebrauchte Äusserung weniger an die Kognition gebunden ist, da der Möwenschreckruf in diesem Falle ja ohne Möwen hervorgebracht wird. Weiter ist es sehr wichtig, dass der Möwenschreckruf durch die von dem gewöhnlichen Schreckruf überspringende Energie verursacht werden kann, lange bevor Eier da sind, z.B. am 21. März, fünf Wochen, bevor die ersten Eier gefunden wurden. Dies möchte ich so ausdrücken: Das mit dem Möwenschreckruf korrespondierende Bedürfnis ist noch nicht aktiv, aber die Triebdisposition ist potentiell vorhanden und kann somit doch mit allochthoner Energie aktiviert werden. Diese Frage wird jetzt im Nachstehenden erörtert.

C. Einfluss des eigentlich zur allochthon aktivierten Triebdisposition gehörenden Bedürfnisses auf die Abreagierungsweise

Es sei zuerst daran erinnert, dass ich unterscheide zwischen der Stärke eines Bedürfnisses und der Stärke des aus der akti-

vierten Triebdisposition aufwallenden autochthonen Dranges. Das sexuelle Bedürfnis z.B. ist im Frühjahr stark und im Winter schwach, es kann aber in einem bestimmten Augenblick im Winter intensiver aktiviert sein als in einem bestimmten Augenblick im Frühling, wobei ich also ausschliesslich den autochthonen Drang beabsichtige. Zu meiner Überraschung zeigte es sich, dass beim Kormoran die Abreagierungsweise durch Übersprung des Dranges eines gehemmten Strebens von einem Alter von einigen Monaten an ¹⁾ während des ganzen Lebens gleich bleibt. Wenn Scharben, die 2–3 Monaten alt sind, mit einander kämpfen, so wechseln sie dies ab mit Flügelklappen, Gurgeln und Nistzittern, ebenso wie Kormorane in einem Alter von 10 Jahren. Auch die Jahreszeiten haben auf die Abreagierungsweise gar keinen Einfluss, was schon von HUXLEY bemerkt wurde beim Beschreiben des „habit-preening“ und „habit-shaking“ (S. 460).

Nur kämpfen im Frühling Kormorane naturgemäss viel häufiger, das tut aber nichts zur Sache, da wir nur die Weise, in der der Kampfdrang abreagiert wird, betrachten. Überall, wo Scharben wenig Pfähle zur Verfügung haben, sehen wir vielfach Pfahlstreitigkeiten und also auch die drei genannten Äusserungen. Weil im Winter sexuelle Äusserungen, die direkt aus der Geschlechtstriebdisposition entstehen, wenig vorkommen, sind die meisten sexuellen Äusserungen im Winter in einem pfahlarmen Gebiet mit Energie aus zweiter Hand aus der Kampftriebdisposition aktiviert. Kausal betrachtet sind das also keine sexuelle, sondern Kampfüusserungen! Im Frühling ist es umgekehrt: dann sind die meisten sexuellen Äusserungen dem starken geschlechtlichen Bedürfnis zuzuschreiben und die Kampftriebdisposition kommt erst an zweiter Stelle als Energiequelle für sexuelle Äusserungen in Betracht.

Da die Abreagierungsweise also offenbar stets gleich ist, müssen wir annehmen, dass das Überspringen von aus einer Triebdisposition aufwallender Energie in eine andere Triebdisposition nicht beeinflusst wird durch die Stärke des Bedürfnisses, welches die zuletzt genannte Triebdisposition autochthon zu aktivieren pflegt. ²⁾ Sogar bei äusserst geringem sexuellem Bedürfnis wird

¹⁾ Die ontogenetische Entwicklung der Abreagierungsweise ist ein schwieriges und noch ungelöstes Problem.

²⁾ Nachschrift. Im Frühjahr 1939 sah ich, dass das Übersprungflügelklappen beim ♂ in der sexuellen Periode leichter geschieht und beim ♀ stark gehemmt wird. Hier hat also die Stärke des sexuellen Bedürfnisses wohl einen Einfluss auf die Auslösbarkeit des durch Kampfdrang aktivierten Übersprungflügelklappens. Der Einfluss des Bedürfnisses auf das Übersprung-

der Kampfdrang noch immer in eine allochthon aktivierte sexuelle Äusserung abreagiert. Die Stärke des Bedürfnisses ist deshalb gleich Null, die dazu gehörende Triebdisposition ist jedoch potentiell vorhanden. Sehr dicht scheint sich der Möwenschreckruf des Säbelschnäblers (S. 487) diesem Grenzfall zu nähern, ebenso das Flügelklappen des Kormorans in einem Alter von einigen Monaten.

Diese Tatsache spricht zugunsten der Auffassung, dass das Triebdispositionensystem sozusagen ein System von psychischen „Organen“ (d.h. Verhaltensmöglichkeiten) darstellt, welche psychische Energie liefern können. Der strukturelle Bau dieses Systems ist in einem Alter von einigen Monaten beendet und unterliegt dann weiter keinen „psychostrukturellen“ Veränderungen mehr, die Wirkungsintensität der „Organe“ verändert sich aber im Laufe des Lebens und der Jahreszeiten.

Der einzige mir aus der Literatur bekannte Fall, wobei die Abreagierungsweise sich im Laufe der Jahre verändert, kommt bei der Silbermöwe vor. (Siehe S. 470). Weitere Untersuchungen bei der Silbermöwe erscheinen mir wünschenswert.

D. Die Gebundenheit an die Kognition der Abreagierungsweise des Dranges

Man könnte sich vorstellen, dass während der Paarungszeit das Kämpfen (um ein Territorium) assoziiert wird mit sexuellem Verhalten und Nisten und dadurch nachher beim Kämpfen auch ein Sexual- und Nistdrang aufwallte. Für den Kormoran trifft das nicht zu, da ja ein Junges von 4 Monaten bei Streitigkeiten ebensogut mit den Flügeln klappt, gurgelt und nistzittert, wie ein alter Vogel, obwohl er sich in diesem Alter noch selten und sehr wenig intensiv sexuell verhalten hat.¹⁾

Assoziatives Lernen spielt also offenbar keine Rolle bei dem

flügelklappen ist jedoch weit geringer als auf die Auslösbarkeit des autochthonen Flügelklappens. Letzteres wird beim ♀ in der Paarbildungszeit völlig gehemmt. Auch bei den anderen Übersprunghandlungen aus dem Fortpflanzungsfunktionskreis glaube ich jetzt sagen zu können, dass die hormonalen Bedürfnisse einen sehr kleinen quantitativen Einfluss auf die Neigung zum Überspringen ausüben.

¹⁾ Hier verstehe ich unter sexuell: aktiviert mit autochthoner sexueller Energie.

Abreagieren des einen Ausweg suchenden Dranges und wir müssen demnach die Erscheinung der Struktur des Triebdispositionensystems zuschreiben.¹⁾ Damit ist also ein Mittel angegeben, womit man diese Struktur psychologisch untersuchen und analysieren kann. Nun kann man die Frage stellen, inwieweit die mit allochthonem Drang aktivierte Triebausübung, abgesehen von der Gebundenheit an die Struktur des Triebdispositionensystems, auch noch gebunden ist an eine bestimmte Kognition und Situation, d.h. ob ein bestimmtes Wahrnehmungsbild nötig ist zum Erregen und Ausleben der Handlung.

Im Vorstehenden wurden schon Beispiele erwähnt, dass die mit allochthoner Energie aktivierte triebmässige Äusserung viel weniger an die Kognition gebunden ist, als bei Aktivierung derselben Äusserung mit autochthoner Energie. So sieht man den kämpfenden Kormoran, auch wenn er gepaart ist und sein Partner in der Nähe ist, flügelklappen, gurgeln und nistzittern gegen fremde Scharben (♂♂, ♀♀ und Jungtiere) und sogar gegen Störche und Pelikane. Besser gesagt, er richtet diese Äusserungen überhaupt nicht gegen diese Vögel, sondern der Drang sucht einen Ausweg durch irgend eine Bewegung und findet diesen offenbar in einer Bewegungsweise einer strukturell naheliegenden Triebdisposition, wobei der Gegner ohne Bedeutung ist. Die Triebdisposition der Übersprunghandlung wird nämlich überhaupt nicht durch das adäquate Wahrnehmungsbild aktiviert, sondern bezieht ihren Drang irgendwoanders her. Auch sehen wir bei dem kämpfenden Kormoran durcheinander Flügelklappen, Gurgeln und Nistzittern, während die wirklich verliebte Scharbe, je nachdem die Umweltsituation es mit sich bringt, gewöhnlich nur eine der drei möglichen Handlungen zugleich ausführt.

Offenbar verliebt sich der kämpfende Kormoran nicht mit einem Male in seinen Gegner, denn dann würde sicher ein Unterschied vorhanden sein, wenn dies ein ♂, ♀, juv., Storch oder Pelikan ist (Sehr selten kommt es wohl vor, dass die Wut der Liebe Platz macht und ein „Flirt“ folgt. Man achte in dergleichen Fällen auf die etwas verschiedenen Ausdrucksbewe-

¹⁾ Über motorisches Lernen kann ich schwer etwas feststellen, da dieses bei Vögeln sehr schwierig ist. Für das motorische Lernen beim Menschen vgl. S. 467.

gungen, die Bewegungsform, die Weise des Strebens und die Zielstrebigkeit (Cf. Kormoranfilm). Beim Kämpfen sieht man beide kämpfende Vögel flügelklappen und gurgeln, bei Verliebtheit gurgelt der eine und reagiert der andere darauf mit der rôô-Äusserung. Übersprungflügelklappen, Gurgeln und Nistzittern wird also nicht durch die Kognition erregt, sondern ausschliesslich durch den Drang, der einen Ausweg sucht. Es ist somit nicht wunderlich, dass die auf diese Weise entstandene Äusserung in hohem Grade von der Kognition unabhängig ist. Ebenso äussert der Säbelschnäbler den Übersprungmöwenschreckruf bei Abwesenheit von Möwen (S. 487).

Man kann nicht sagen, dass der Drang auf eine andere angeborene Kognition überspringt, denn man bekommt ja eine Gruppe von Äusserungen zu sehen. Ein Kampfdrang z.B. springt über auf die sexuellen und Nistäusserungen, wovon jede Äusserung ihre eigene angeborene und manchmal auch erworbene Kognition hat. Man müsste daher sagen, dass der Drang auf eine Gruppe von angeborenen Kognitionen überspringt. Das schliesst ein, dass diese Gruppe etwas Gemeinschaftliches hat. Ich bestimmte aber eine Triebdisposition als eine gemeinschaftliche psychophysische Basis einer Anzahl angeborener (und beim Menschen auch angelernter) Verhaltensweisen, ohne über die wirkliche Natur dieser Basis etwas aussagen zu können.

Ganz unabhängig von der Kognition ist sie jedoch nicht, weil wir einen Unterschied machen können zwischen dem Objekt, das den Drang erregt, und dem Objekt, an dem der Drang ausgelebt wird. Für das Nistzittern ist z.B. das Vorhandensein von dem Nestmaterial ähnelnden Gegenständen erforderlich. Dies können zur Not auch die Schwanzfedern und Flügeldeckfedern des Vogels selbst sein oder auch der Zweig, worauf er sitzt, wenn dieser nicht dicker als etwa 2 cm ist. Doch entsprechen die letztgenannten Gegenstände offenbar dem gesuchten Wahrnehmungsbild weniger gut, denn Nistzittern wird damit nur wenig ausgeübt. Beim Fehlen von losen Zweigen sehen wir daher meist ausschliesslich Flügelklappen und Gurgeln.

Wie es scheint, ist das Füttern der Jungen bei den Scharben untrennbar an die Kognition fixiert. Nie wird ein erwachsener Kormoran die Fütterbewegungen machen, wenn kein Junges da ist, das auf die natürliche Weise einige Zeit bettelt. Auch wenn der alte Kormoran das augenscheinliche Bedürfnis hat,

sein Junges zu füttern, kann er es nicht tun, solange das Junge nicht eifrig bettelt.

Ganz anders bei den Silbermöwen, wo wir sogar Erbrechen von Nahrung beobachten können, wenn kein Junges anwesend ist. Die Silbermöwe hat sozusagen kein Junges nötig, um bei Symbolisierung oder bei Übersprung Junge zu füttern, während die Scharbe dazu ein bettelndes Jung braucht. Es ist daher nicht wunderlich, dass die Silbermöwe beim Kämpfen „zuckend gurr“ (Betreuungsausdruck), was beim Kormoran nie beobachtet wurde. Wäre das Füttern bei den Scharben nicht an die Kognition gebunden, so könnte man es bei Streitigkeiten zu sehen bekommen und es könnte, gleich wie bei der Silbermöwe, die Funktion eines Ausweges für den Kampfdrang erfüllen.

Bei der Besprechung des Säbelschnäblers erwähnte ich bereits, dass wahrscheinlich auch die ♀♀ kämpfend treten, aber weniger als die ♂♂. Dabei hat also die geringere Gebundenheit an das Objekt, an dem der Drang ausgelebt wird, zu Folge, dass beim Abreagieren von allochthoner Energie oder Drang eine latente bisexuelle Anlage zutage tritt! Beim normalen sexuellen Verhalten lässt das ♀ sich nämlich nur mit ♂♂ ein, weil die Geschlechter als solche einander erkennen können, und wenn man einmal mit einem Paar zu tun hat, tritt das ♂ sein ♀ und ist für das ♀ des Säbelschnäblers kein Grund vorhanden zu einem umgekehrten Verhalten. Auch sah MAKKINK mehrmals, dass ein kämpfender Säbelschnäbler beide Eheleute eines Paares, mit dem er kämpfte, trat. Für weitere Beispiele vergl. S. 477. Vgl. auch S. 482, Erklärung der rôôô-Ausserung und Einfluss der Kognition.

Zusammenfassend weisen diese Beispiele darauf hin, dass die mit allochthoner Energie aktivierte Triebdisposition viel weniger abhängig von den Kognitionen ist, als wenn sie mit eigener autochthoner Energie aktiviert ist. Wie es scheint, fehlt gerade jener Teil der Kognition, der in normalen Umständen dafür sorgt, dass das Verhalten biologisch sinnvoll ist, wie z.B. die Erkennung des adäquaten sexuellen Partners.

Dies ähnelt also dem, was PORTIELJE (1938) Symbolisierung der Funktion nennt, darf damit aber nicht verwechselt werden, weil es ja überhaupt keine Symbolhandlung ist. Unter Symbolhandlung versteht PORTIELJE eine durch autochthonen Drang getriebene Handlung, welche nicht an dem

wirklichen Objekt ausgelebt wird, weil die angeborene kognitive Fähigkeit noch nicht oder nicht mehr genügend gereift ist, oder weil durch das zunehmende Bedürfnis Schwellenwerterniedrigung (LORENZ) stattfindet. Die „primäre Symbolhandlung“ kann im Laufe der Phylogenie verzerrt werden zu einer „formalisierten Symbolhandlung“ mit besonderer Funktion (gewöhnlich Mitteilungsfunktion, TINBERGEN 1939).

Bei der in diesem Abschnitt beschriebenen Gruppe von Handlungen wird die Kognition (oder wenigstens ein biologisch sinnvoller Teil der Kognition) einfach überschlagen. Das findet seinen Grund darin, dass die Handlung überhaupt nicht durch die adäquate Kognition erregt ist, sondern dass der Drang aus irgendeiner dunklen Ecke des Triebdispositionensystems übersprungen ist.

Nun kann man die Frage stellen, welcher Zusammenhang zwischen dem Triebdispositionensystem und der reflexmässigen Reaktion existiert. Mit PORTIELJE (1938) bin ich der Auffassung, dass letztere eine motorische Fähigkeit ist, welche psychogen ist, aber phylogenetisch fast unbedingt fixiert ist an eine angeborene sensorische (oder kognitive) Fähigkeit, die von dem Triebmässigen fast nicht mehr beeinflusst wird. Es gibt also fließende Übergänge vom rein triebmässigen Verhalten bis zum „echten“ Reflex.¹⁾ Während bei dem triebmässigen Verhalten das Agieren, also das Aus-sich-selbst-bewegen überwiegt, steht bei der Reaktion mehr das Reagieren im Vordergrund. Die reine Reaktion (Grenzfall) zeigt also nicht mehr dasjenige, was die Ethologen „Schwellenwerterniedrigung“ nennen. Sieht man diese Erscheinung doch, so ist das betreffende Verhalten sowohl Aktion wie auch Reaktion, auch wenn man es mit dem Namen Reaktion zu bezeichnen pflegt.

Ein einleuchtendes Beispiel ist die Äusserungengruppe der Komforttriebdisposition und das Flügeltrocknen. Von Zeit zu Zeit sehen wir, dass sich bei der Scharbe das Bedürfnis zeigt, Toilette zu machen, indem sie badet, die Federn ordnet und sich schüttelt. Dies sind 3 Fähigkeiten der Komforttriebdisposition. Dieses Aktionssystem kann Schwellenwerterniedrigung, also endogene Reizerzeugung zeigen.

¹⁾ Argumente für diese Auffassung gab ich bei der Besprechung des Flügeltrocknens auf S. 409 der vorhergehenden Arbeit.

Ganz anders dagegen liegt es beim Flügelrocknen. Das ist eine ziemlich reine Reaktion auf die Empfindung „nass“, wobei es übrigens ganz und gar gleichgültig ist, ob diese Empfindung an den Flügeln oder an einem andern Teil des Körpers auftritt, wie aus Experimenten hervorging. Wie in der vorigen Arbeit dargelegt, ist das Flügelrocknen ursprünglich eine Differenzierung der Komforttriebdisposition, welche in der Phylogenie einen Reflexcharakter bekommen hat, also kein triebmässiges Verhalten mehr ist (S. 409). Weil diese reflexartige Reaktion unbedingt an eine bestimmte Kognition fixiert worden ist und das Triebmässige oder Psychische sich mehr oder weniger daraus zurückgezogen hat, kann sie offenbar nie für das Abreagieren in Betracht kommen. Häufig sehen wir, dass ein Kormoran vor Schrecken Komfortäusserungen zeigt, aber niemals dass er vor Schrecken die Flügel zu trocknen beginnt, und zwar auch dann nicht, wenn er zufällig nass ist. Die Kognition ist nur eine Bedingung oder Veranlassung für das Abreagieren des überspringenden Dranges, die Ursache liegt in der Struktur der Zusammenhänge im Triebdispositionensystem. Ist diese Ursache nicht vorhanden, so wird die Erscheinung nicht auftreten, auch wenn die Bedingung erfüllt wird. Weil das Triebmässige sich daraus zurückgezogen hat und deshalb der strukturelle Zusammenhang mit dem Triebdispositionensystem unterbrochen ist, kommt es nie vor, dass ein Kormoran sich durch Flügelrocknen von seinem auffallenden Fluchtdrang befreit. Dies ist also ein wichtiger Unterschied zu dem Fall, dass eine Handlung zwar an eine Kognition gebunden ist, aber den Kontakt mit dem Triebdispositionensystem behalten hat. Dafür war das Nistzittern ein Beispiel. Denn ohne Nestmaterial sahen wir fast nie Nistzittern und das Vorhandensein von Nestmaterial war also eine notwendige Bedingung dazu. Aber wenn diese Bedingung erfüllt ist, so zeigt der wütende Kormoran wirklich Nistzittern und seine Wut nimmt dadurch tatsächlich ab. Wenn bei der erschreckten Scharbe dagegen die Bedingung Benetzung erfüllt ist, so ist die Neigung zum Flügelrocknen nicht stärker als im allgemeinen beim nassen Kormoran. Wenn umgekehrt der erschreckte Kormoran zufällig in demselben Augenblick die Flügel trocknet, so ist von einer Abnahme des Schreckaffektes ebensowenig etwas zu bemerken. Weil das Triebmässige sich aus der Flügelrocknenreaktion

mehr oder weniger zurückgezogen hat, besteht fast keine Wechselwirkung zwischen Prozessen, die sich im Triebdispositionensystem abspielen und der Flügeltrocknenreaktion. Leider ist bei den Scharben das Flügeltrocknen die einzige reflexartige Reaktion, die sich zur Lösung dieser Frage eignet. Bei mehr spezialisierten Vogelarten wird es vermutlich möglich sein, weitere Beobachtungen zur Prüfung meiner Auffassung auszuführen.

E. Bewegungsform und Verhaltenskoordination der Übersprunghandlung

Bei genauer Betrachtung beobachtete ich, dass die Bewegungsweise der mit allochthoner Energie getriebenen Handlung sich etwas von der direkt getriebenen Handlung unterscheidet. Dieser Unterschied ist manchmal so klein, dass er zweifelhaft erscheint und nur für den geübten Kormoranbeobachter wahrnehmbar ist.¹⁾ Auch ist es nicht leicht zu sagen, worin der Unterschied eigentlich besteht.²⁾ Es kommt mir vor, dass die Bewegungen des bei Streitigkeiten flügelklappenden und gurgelnden Kormorans etwas schärfer und eckiger sind als beim verliebten Kormoran, dessen Bewegungsform sanfter und weicher aussieht. Der Unterschied scheint von derselben Art zu sein, wie der zwischen dem etwas steifen, hölzernen Schritt des Soldaten und dem elastischen Tritt des Athleten. Auch glaube ich einen kleinen Unterschied in dem „Gesichtsausdruck“ des kämpfend flügelklappenden und gurgelnden und des verliebt flügelklappenden und gurgelnden Kormorans bemerkt zu haben. Es kam mir vor, dass ersterer immer wütend nach seinem Gegner sieht. Vielleicht hängt dies damit zusammen, dass die kämpfende Scharbe sich meistens dem Feinde zukehrt, um ihn hacken zu können,

¹⁾ Aus diesem Unterschied geht gleichfalls hervor, dass die Bewegungsform nicht stereotyp ist, wie man häufig annimmt.

²⁾ Wenn man einen Unterschied sieht, der noch nicht genau definiert werden kann, so darf man ihn dennoch nicht vernachlässigen. VERWEY's (1930) Bemerkung: „Es gibt Forscher, die glauben aus dem blossen Aussehen des Weibchens bei der Werbung des Männchens Schlüsse auf die Stimmungen der Tiere ziehen zu können; ich möchte diese Untersucher bitten, doch mal zu publizieren, was sie eigentlich wahrnehmen“, scheint mir daher nicht richtig, weil auch wir Gestalten wahrnehmen, bevor wir sie weiter analysieren.

während der verliebte Kormoran dies niemals tut, sondern vielmehr mit einem Seitenblick und sehr langsam bewegtem Kopf nach seinem Partner „schielt“. Deutlicher ist der Unterschied, wenn der Affekt weniger intensiv ist; dann sehen wir meistens, wie der verliebte Kormoran wohl die drückende Haltung annimmt, aber die Flügelbewegungen und das Zurückwerfen des Kopfes mit dem gurgelnden Laut unterlässt (ausnahmsweise auch umgekehrt). Die drückende Haltung ist die Symbolisierung der Paarung; die Flügel- und Kopfbewegungen sind darauf superponierte Signale oder Auslöser, welche den Zweck haben, das Tier mit Hilfe der weissen Prunkfedern mehr auffallend zu machen (vgl. vorige Arbeit). Bei schwachem sexuellem Drang unterbleibt also eher der zweite Teil als der erste; das Wesentliche (die Symbolhandlung, sich bereit machen für die Paarung) bleibt, das Nebensächliche (der Auslöser) fällt fort.

Gerade umgekehrt ist es bei dem kämpfenden Kormoran: Dieser führt die Flügel- und Kopfbewegungen aus, unterlässt aber die drückende Haltung (ausnahmsweise umgekehrt). Bei dem begrüßenden Gurgeln, wenn Ehegenosse, Eltern oder Geschwister auf dem Neste ankommen, wird gleichfalls nur der Kopf zurückgeworfen.

Ein wichtiger Unterschied zwischen autochthon und allochthon getriebener Handlung ist hierbei also, dass im zweiten Falle das Wesentliche der Handlung häufig fehlt und das Tier sich auf das Nebensächliche beschränkt. Es ist nicht richtig, anzunehmen, dass hierbei eine Entwicklung zum Auslöser hin stattgefunden hat. Zwar zeigt das Tier beim Übersprungflügelklappen den optisch auffallendsten Handlungsteil, aber gerade das Übersprungflügelklappen scheint keine Mitteilungsfunktion zu haben, das autochthone Flügelklappen dagegen wohl. Ausserdem wissen wir nicht, was für das Tier optisch auffallend ist, das hängt ja nicht von den Sinneskapazitäten sondern von der angeborenen und erworbenen Kognition sowie von der Stärke der Bedürfnisse (Schwellerniedrigung) ab.

Dasselbe sehen wir beim Nistzittern: wenn dies eine direkte Äusserung der Nestbautriebsdisposition ist, so wird der Zweig mit diesen Bewegungen in das Nest hineingefügt und gut festgemacht, wenn aber der Drang aus der Kampftriebsdisposition entsteht, so werden bloss ein paar zitternde Bewegungen gemacht. Dies ist sicherlich kein Intensitätsunterschied, denn der Zweig wird beim autochthonen Zittern von erwachsenen Kor-

moranen immer hineingefügt, sei der Drang nun stark oder schwach. Manchmal fängt das Tier dabei wieder von neuem an, wenn der Zweig nicht fest genug sitzt, und der Drang noch nicht erschöpft ist. Beim Übersprungzittern geschieht dies dagegen niemals, sogar die Neigung dazu fehlt vollständig. Das Tier macht nur die Zitterbewegung, das Resultat ist ihm dabei gleichgültig.

Bei der rôôô-Äusserung nach Pfahlstreitigkeiten werden die Brustfedern nicht gesträubt, während dies bei weniger intensiven rôôô-Äusserungen bis auf eins das letzte ist, was wegfällt (als letztes bleibt dann die hochaufgerichtete Haltung übrig). PORTIELJE (1927) hielt es für wahrscheinlich, dass das Lockern der Brustfedern das brütende Umhüllen der Eier symbolisiert.

So fern ich mich erinnere habe ich noch nie gesehen, dass die Kopulation des siegenden Paares direkt nach dem Erobern eines Nestes gelang. Während die Kopulation übrigens normal aussieht, fehlt auch hier das Wesentliche: die zielerreichende Koitus-handlung. Die Ursache ist nicht in einem Intensitätsunterschied gelegen, denn beim auf S. 480 angeführten Beispiel eines Kolonieviertelkampfes sah ich 3 Übersprungkopulationen in kurzer Zeit, was auf einen sehr intensiven Drang hinweist.

Wenn der Kormoran nach Schrecken Badebewegungen macht wird er nicht wirklich nass, er spritzt eigentlich nur ein wenig Wasser herum.

Bei anderen Vogelarten finden wir Ähnliches. MAKKINK's Beschreibungen des Säbelschnäblers kann man entnehmen, dass wenn dieser Vögel beim Kämpfen Halme aufrafft, dies auch nur ein schnelles und intensives („zorniges“) Packen und Reißen von Nestmaterial ist, wobei das wesentlich Sinnvolle der Nestbauhandlung, das Niederlegen an einer Neststelle, unterbleibt.

Vor der Kopulation pickt der Säbelschnäbler ins Wasser und in sein Gefieder, was (nach MAKKINK's mündlicher Mitteilung) sehr dem Baden und Federordnen gleicht, sich aber in dieser Hinsicht davon unterscheidet, dass der Vogel nicht nass wird und seine Federn nicht wirklich ordnet. Auch hier sieht man daher, dass die Bewegung zwar ausgeführt wird, aber das Wesentliche fehlt.

Wenn der Säbelschnäbler kämpft, stellt er sich manchmal auf seinen Gegner, was im Vorhergehenden als Paarungsbewegung gedeutet wurde. In diesem Zusammenhang müssen wir hinzufügen, dass auch hier das Wesentliche der Paarung fehlt, nämlich der Koitus. Das Tier setzt sich nur auf das andere, manchmal sogar verkehrt herum ohne das Geschlechtsorgan in

Wirkung zu stellen. Also ganz anders als die balzenden Kampfläufer (*Philomachus pugnax* L.), welche auf dem Boden wirkliche Paarungsbewegungen machen und dabei sogar manchmal ihr Bedürfnis befriedigen: dabei rührt der Drang direkt aus dem sexuellen Bedürfnis her! (PORTIELJE 1930).

Ein Verhalten des kämpfenden Säbelschnäblers, das ich als Brüten deutete, ist das sich auf den Boden setzen. Dabei werden jedoch die Brustfedern nicht aufgerichtet, während die Eier beim wirklichen Brüten durch die aufgerichteten Brustfedern gegen Abkühlung geschützt werden.

Schliesslich nimmt der Säbelschnäbler während des Kämpfens zuweilen eine Schlafhaltung an, aber auch hier fehlt das Wesentliche: er schläft nicht wirklich, es ist nur eine Scheinschlafhaltung.

In allen diesen Fällen sehen wir wieder, dass die mit übersprungener Energie aktivierte Handlung bei oberflächlicher Betrachtung der Bewegungsform sehr der wirklichen mit autochthoner Energie aktivierten Handlung gleicht, aber sich davon unterscheidet, indem das biologisch Wesentliche ¹⁾ bei der Übersprunghandlung mehr oder weniger fehlt. Das Wesentliche im Verhalten eines Tieres ist die (biologisch sinnvolle) Zielstrebigkeit.

Die Bewegung der Übersprunghandlung ähnelt oberflächlich betrachtet der wirklichen oder symbolischen Handlung sehr, aber unterscheidet sich von ihr dadurch, dass sie nicht zielstrebig ist. Bei der Übersprunghandlung fehlt demnach McDougall's „most fundamental category of psychology: behaviour is purposive.“

Das ist m.A. sehr wichtig, da die Zielstrebigkeit nicht auf mechanistische Weise erklärt werden kann. McDougall bemerkt, dass man vielleicht eine Maschine konstruieren kann, welche einige Kennzeichen des Verhaltens aufweist (z.B. ein Auto, das beim Einfahren sein „Verhalten verbessert“, u.s.w.)²⁾

¹⁾ z.B. die drückende Haltung, das Festmachen des Zweiges, das Umhüllen der Eier, das Einschlafen, das Nasswerden, usw.

²⁾ Diese Abänderung ist auch nur vom Standpunkt des Fahrers aus betrachtet eine Verbesserung. Das Auto selbst hat ja keinen Standpunkt und kennt kein subjektives „gut“ oder „schlecht“, weil es kein Ziel nachstrebt. Es ist nur ein Mittel, das der Fahrer für seine eigene Ziele anwendet.

Die Zielstrebigkeit jedoch ist nach ihm ausschliesslich beschränkt auf das Verhalten im Tierreich, nur psychologisch erklärbar und somit das wesentliche Kennzeichen des Verhaltens von Tieren und Menschen. Seiner Ansicht nach ist es durchaus unmöglich, die Zielstrebigkeit des Verhaltens sogar im Prinzip mechanistisch zu erklären. Meines Wissens hat keiner von seinen Kritikern je das Gegenteil beweisen können. Man pflegt oft zu betonen, dass die Auslösung oder Erregung des Verhaltens ein kausaler Prozess sei, das schliesst aber nicht aus, dass der Verlauf des Verhaltens zielstrebig ist!

Beim Verhalten von Tieren und Menschen wird offenbar ein Bewegungskomplex zu einem sinnvoll zielstrebrigen Verhalten koordiniert. Darum müssen wir annehmen, dass ein psychologisches Moment da ist, das bei zielstrebigem Verhalten eine koordinierende Funktion ausübt. Die Übersprunghandlung dagegen ist nicht zielstrebig, obwohl dieselben Einzelbewegungen vorliegen. Das führt zu dem Schluss, dass bei der Übersprunghandlung das koordinierende psychologische Moment fehlt.

Die Ursache dieser Erscheinung ist nachweisbar, denn die Triebdisposition, zu der die Übersprunghandlung gehört, ist nicht durch das adäquate Bedürfnis aktiviert, sondern durch überspringenden Drang aus einer anderen Triebdisposition, welche ihrerseits durch ein anderes Bedürfnis aktiviert wurde. Die Übersprungkopulation wird also z.B. aktiviert durch einen Drang, welcher seine Aktivierung dem Bedürfnis dankt, durch kämpfen ein Territorium, Nahrung, usw., zu erwerben. Die wirkliche und die symbolische Kopulation dagegen sind durch das sexuelle Bedürfnis verursacht. Beachtenswert ist, dass die Übersprungkopulation auch mitten in der Paarungszeit immer misslingt, wenn doch das sexuelle Bedürfnis unzweifelhaft vorhanden ist und sofort nach einer Übersprungkopulation autochthon sexuelles Verhalten auftreten kann! Daraus kann geschlossen werden, dass das sexuelle Bedürfnis bei der Übersprungkopulation sogar in der Paarungszeit keinen Einfluss ausübt, d.h. latent bleibt, während bei der autochthon aktivierten Kopulation das sexuelle Bedürfnis mit aktiv wird und eine koordinierende Funktion ausübt. Deswegen müssen wir unterscheiden zwischen latentem und aktivem Bedürfnis. Solange das Bedürfnis latent bleibt, übt es keinen Einfluss auf den Verlauf des Ver-

haltens aus. Das aktive Bedürfnis koordiniert den Bewegungskomplex zu einem sinnvoll zielstrebigem Verhalten.

Nun wird man die Frage stellen, was dieses aktive Bedürfnis ist, d.h. auf welche Weise das Bedürfnis seinen koordinierenden Einfluss ausübt, wenn es zugleich mit dem Drang aktiviert wird.

Da im Pflanzenreich zwar biologische Nützlichkeit oder Zweckmässigkeit, aber keine Zielstrebigkeit¹⁾ zum Ausdruck kommt, ist das aktive Bedürfnis ein wesentliches Attribut des Tierreiches, und dachte ich, als ich mir diese Frage stellte, an die subjektive Begleitung des Dranges, also an dem Affekt (und die ihm untergeordnete Lust und Unlust, die bei Lernprozessen regulierend wirkt). Das Erleben ist m.A. keine überflüssige Einzelheit, also kein Epiphänomen, sondern muss eine bestimmte Funktion im Gesamtgeschehen haben. Wenn wir diese Funktion entdecken und ihre Auswirkung wahrnehmen könnten, so würde das ein triftiger Grund zu der Auffassung sein, dass auch bei Tieren ein Erleben vorkommt. Ein solcher teleokausaler Analogieschluss ist n.m.M. wahrscheinlicher als eine Analogiebegründung ohne weitere Argumentierung, weil der erstere für eine Gruppe von Erscheinungen eine spezifische Erklärung gibt, während die letztere eine blosser Annahme ist. Sobald der Tierpsychologe sagt: „Das Bewusstsein oder Erleben ist kein Epiphänomen, sondern eine biologisch nützliche Differenzierung innerhalb des vitalen oder psychischen Geschehens“ (PORTIELJE 1938), so wird das Erleben der Tiere mehr als eine blosser Annahme. Aus dieser These folgt nämlich, dass das Fühlen oder Erleben eine bestimmte Funktion hat, die von biologischer Bedeutung ist und daher biologisch untersucht werden kann. Es handelt sich also nur darum, ob man diese Funktion entdecken kann. Im Zusammenhang mit dem Vorstehenden sind zwei Deutungen möglich:

1. Das latente Bedürfnis wird als Affekt aktiv und übt auf diese Weise seinen Einfluss aus. Die Zielstrebigkeit kommt dann dadurch zustande, dass das Tier das Bedürfnis erlebt; der Koordinator ist also das Erleben.

Trifft das zu, so ist aktives Bedürfnis gleich (aktiver) Affekt. Dadurch stellt man sich auf den Standpunkt einer einfachen

¹⁾ Zielstrebig im Sinne McDUGALLS.

psycho-physischen Wechselwirkung mit allen damit verbundenen philosophischen Schwierigkeiten: das Tier fühlt das physiologische Bedürfnis und dieser affektive Zustand beeinflusst das körperliche Verhalten. Muss man dann aber den Drang als einen physiologischen oder als einen psychologischen Begriff auffassen? Diese Fragen will ich hier nur streifen und verweise für Näheres auf PORTIELJE (1938) ¹⁾.

2. Das latente Bedürfnis geht bei Aktivierung in ein aktives Bedürfnis über und das aktive Bedürfnis wird als Affekt erlebt; der Affekt ermöglicht dadurch die Wirkung des aktiven Bedürfnisses. In diesem Fall ist das aktive Bedürfnis der Koordinator und der Affekt der Katalysator welcher die Wirkung des aktiven Bedürfnisses ermöglicht. Dann würde man also die Aktivierung des Bedürfnisses als einen physiologischen Prozess und den Affekt als seine subjektive Erscheinungsform betrachten müssen, der Affekt würde jedoch kein Epiphänomen sein.

Welche dieser zwei Möglichkeiten richtig ist, ist vielleicht mehr eine logische als eine psychologische Frage. Für uns ist in erster Linie wichtig, ob die Funktion des Affektes in einer derartigen Wirkung gelegen ist, dass ohne diese die Zielstrebigkeit des Verhaltens fehlen würde. Das würde dann gleichzeitig den Unterschied zwischen subjektiver Zielstrebigkeit und objektivem Zielgerichtetheit, Zweckmässigkeit oder biologischer Nützlichkeit betonen.

Dann würde also z.B. bei der Übersprungkopulation zwar der Drang zum Ausführen von Paarungsbewegungen auftreten, aber der Wollustaffekt würde fehlen. Durch die introspektive Methode wird die menschliche Psychologie vielleicht unsere Frage beantworten können. Gleichzeitig wird man dabei die Untersuchungen richten müssen auf das eigentümliche Verhalten der Gans nach dem Erschöpfen der Eirollreaktion, das ich auf S. 458 mitteilte.

¹⁾ Viele Untersucher werden dazu neigen, latentes und aktives Bedürfnis als zwei verschiedene physiologische Begriffe aufzufassen und den Affekt als die Art und Weise zu betrachten, auf der das aktive Bedürfnis erlebt wird. Wenn man die Aktivierung des Bedürfnisses auf diese Weise als einen rein physiologischen Prozess betrachtet, degradiert man den Affekt zu einem überflüssigen Epiphänomen oder gerät man in einem psycho-physischen Parallelismus. Dann muss jedoch die Zielstrebigkeit wenigstens im Prinzip physiologisch erklärt werden können, was bisher noch nicht gelungen ist.

Als wir unsere unabhängig von einander geschriebenen Manuskripte besprachen, zeigte es sich, dass TINBERGEN (1939) unter „formalisation“ die Erscheinungen fasste, wobei die Bewegungsform und Verhaltenskoordination der Übersprunghandlung, der Symbolhandlung und der Intentionsbewegung verschieden sind von der ursprünglichen Handlung. Das kann zwei Ursachen haben:

1. Es fehlt der Bewegungskoordination der Übersprunghandlung (durch das Fehlen des adäquaten aktiven Bedürfnisses (Affekt)) die Zielstrebigkeit.

2. Eine unvollkommene Handlung (Symbolhandlung, einleitende Handlung, Übersprunghandlung) bekommt im Laufe der Phylogenie eine besondere Bedeutung (häufig Mitteilungsfunktion) und ist als besondere angeborene Bewegungsweise neben der ursprünglichen Handlung im Handlungsrepertoire aufgenommen. Damit wird also gemeint, dass aus einer Handlung zwei neue Handlungen entstanden sind. Der zweite Prozess kann sowohl an der autochthon wie an der allochthon aktivierten Handlung vollzogen werden.

Die nur auf die erste Weise veränderte Übersprunghandlung möchte ich die primäre Übersprunghandlung nennen. Wenn das Zweite hinzu kommt, so entsteht die formalisierte Übersprunghandlung. Im Übrigen deutet TINBERGEN in seiner Zusammenfassung nur die zweite Erscheinung mit „formalisation“ an. Das rührt wohl daher, dass er die Existenz der Zielstrebigkeit abwies und daher (die Starrheit der Instinkthandlung voraussetzend) Koordinationsunterschiede nur in der Phylogenie entstehen lässt oder Intensitätsunterschieden zuschreibt.

Allerdings scheint die zweite Erscheinung bei der Übersprunghandlung nicht oft vorzukommen, sonst wäre es kaum möglich, dass die Weise des Abreagierens bei sehr umfangreichen zoologischen Gruppen gleich ist (S. 467 und 514). Herr Dr. LORENZ und Herr Dr. TINBERGEN schreiben mir jedoch, dass sie die Formalisierung von verschiedenen Übersprunghandlungen mit systematischen Reihen beweisen können. Beim Kormoran scheinen die Übersprunghandlungen wohl keine Mitteilungsfunktion zu haben. Aus der Beobachtung von TINBERGEN (1936) (vgl. S. 474) geht hervor, dass Möwen manchmal eine mit Kampfdrang aktivierte Nistäusserung fälschlich als Paarbildungseinladung auffassen. Selbst wenn sich zeigt, dass Vögel die Übersprunghandlung von der entsprechenden autochthon aktivierten Handlung unter-

scheiden können, impliziert dies noch nicht, dass das eine angeborene kognitive Fähigkeit wäre und ebensowenig, dass sie die Übersprunghandlung als solche erkennen, weil sie ja auch auf die allgemeine Situation reagieren könnten und dadurch dieselbe Handlung mit anderen Augen ansehen würden.

Da 1 und 2 grundverschiedene Prozesse sind, möchte ich vorschlagen, den Begriff Formalisierung nur für die phylogenetische Ausbreitung der Fähigkeit zu benutzen, umso mehr da dieser Prozess häufig zusammenzufallen scheint mit einer Erstarrung des Verhaltens, d.h. das Reagieren überwiegt allmählich auf Kosten des Agierens.

Dass bei der Übersprunghandlung das adäquate Objekt grossenteils wegfällt, erklärte ich in Abschnitt III D (S. 490-493). Bei anderen Handlungen könnte das Objekt wegfallen durch phylogenetische Veränderung des kognitiven Aspektes der Fähigkeit, was ich dann gleichfalls zu der Formalisierung rechnen möchte, weil das Unterscheiden von kognitiver, konativer und affektiver Fähigkeit ja nur durch Abstrahierung geschieht und nicht wirklich gegeben ist.

IV. SYMPATHETISCHE INDUKTION, WOBEI DIE INDUZIERTE ÄUSSERUNG EINE ANDERE TRIEBDISPOSITION AUSLEBT ALS DIE INDUZIERENDE ÄUSSERUNG

Wenn ein Tier bei einem Artgenossen eine bestimmte Ausdrucksbewegung und -laut, welche also einen Affekt ausdrückt, wahrnimmt, dann wallt bei ihm derselbe Affekt auf (unwillkürliches Mitfühlen, „primitive passive sympathy“, McDougall). Wenn der Affekt in dieser Weise stark genug erregt wird, so gibt er zu einer Handlung Anlass und wir sehen dann ein Streben, welches auf dasselbe Triebziel gerichtet ist wie bei dem die Induktion erregenden Tier, wenn auch die angewandten Fähigkeiten verschieden sein können (unwillkürliches Mitmachen, „sympathetic imitation“. Vgl. weiter McDougall). In diesem Zusammenhang ist besonders interessant, dass nach McDougall das durch Induktion erregte Verhalten die Äusserung desselben Dranges und Affektes ist, wie das induzierende Verhalten. Als ich daher bemerkte, dass Vögel, die rhythmisch Flügelklappen und Gurgeln, einander gegenseitig stimulieren („Gurgeln sehen lässt Flügelklappen“) und dass es hauptsächlich nur von der Situation abhängt, ob

die Scharbe mit den Flügeln klappt oder gurgelt, schloss ich daraus, dass diese Ausdrucksbewegungen wahrscheinlich denselben Affekt ausdrücken (KORTLANDT 1938). Später sah ich ein, dass dieser Schluss nicht richtig war, da es manchmal (obwohl weniger häufig) vorkommt, dass die induzierte Äusserung einen anderen Affekt ausdrückt als die induzierende Äusserung, da sie zu einem anderen Streben gehört. ¹⁾ Ich beschränke mich vorläufig auf ein Beispiel: Wenn in einer Kormorankolonieviertel Streitigkeiten vorgehen, so verhalten sich die umwohnenden Paare sexuell, machen Nistbewegungen, usw. Als Herr PORTIELJE und ich die Silbermöwen im Zoologischen Garten „Artis“ durch Füttern zum Kämpfen brachten, bekamen wir ein ähnliches, aber noch mehr abwechselndes Verhalten zu sehen. Man kann hier keinen Ausweg finden, indem man diese Handlungen als verschiedene Fähigkeiten im Dienste eines einzigen Bedürfnisses auffasst, dessen Drang von einem einzigen Affekt begleitet ist, denn dann würde dieses Streben Kämpfen, Nestbauen, Brüten, sexuelles und elterliches Verhalten umfassen müssen, während andere Tatsachen darauf hinweisen, dass es Äusserungen verschiedener Bedürfnisse sind. ²⁾

Kämpfen und Imponieren stimuliert andere Kormorane in erster Linie zum Kämpfen und Imponieren, ferner zu allen

¹⁾ Mit McDougall nehme ich an, dass jedes Tier von Natur auf die Ausdrucksbewegungen eingestellt ist, und nicht auf die Strebungen der Art. Die sympathetische Induktion findet also über den Affekt statt und nicht über den Drang.

²⁾ Wenn ein Kormoran gurgelt, und sein Partner reagiert darauf mit der röööö-Äusserung, wodurch ersterer wieder zu intensiverem Gurgeln stimuliert wird, usw., so liegt keine sympathetische Induktion im gewöhnlichen Sinn vor, sondern sie verhalten sich zueinander wie Subjekt und Objekt. Wenn der wütende Angriff eines Tieres seinen Gegner auf die Flucht treibt, so ist dies ebensowenig sympathetische Induktion, sondern beide verhalten sich wie Subjekt und Objekt. Wenn jedoch das Gurgeln des sitzenden Partners eines Paares einen dritten Vogel, der nichts damit zu schaffen hat, zum Äussern einer der 3 Verhaltensphasen des sitzenden Partners veranlasst, so ist dies ein Fall von sympathetischer Induktion.

Bei der folgenden Übersicht der Beobachtungen schliesse ich also alle Fälle aus, wobei das Verhalten eines sitzenden Partners veranlasste, dass irgend ein stehender Partner ein anderes Verhalten zeigte und umgekehrt, weil wir in diesem Falle mit Verhaltensweisen zu tun haben, die ineinander passen, da die Vögel einer des anderen Geschlechtskumpan (LORENZ 1936) sind, m.a.W. sich zueinander verhalten wie Subjekt und Objekt.

sexuellen Äusserungen und zum Nestbauen, weiter auch zum Scheinbrüten und Brüten (und betreuendem Verhalten?). Jeder kann im Artis im Frühjahr zu sehen bekommen, dass, wenn einige Scharben wütend zu kämpfen beginnen, auch die Anderen nicht nur zu kämpfen beginnen, sondern (je nach den gegebenen Umständen) auch mit den Flügeln klappen, gurgeln, hopsen, liebkosen (auf verschiedene Weisen), kopulieren, Nestmaterial suchen, nistzittern, von irgendwoher nach dem Nest gehen und schliesslich in kleinerem Umfang auch Scheinbrüten. Der Grund der Streitigkeiten scheint dabei keine Rolle zu spielen.

Ebenso reizt Sehen oder Hören von sexuellem Verhalten anderer Kormorane durch sympathetische Induktion vorwiegend zu sexuellem Verhalten, weniger zum Kämpfen, Imponieren und Nestbauen und relativ selten zum (Schein-) Brüten.

Wahrnehmen von Nisten ruft in erster Linie Nisten hervor, daneben auch Kämpfen, sexuelles Verhalten und vermutlich (Schein-) Brüten. Es scheint der Zusammenhang zwischen Nisten und Brüten enger zu sein als zwischen sexuellem Verhalten und Brüten sowie zwischen Kämpfen und Brüten, jedoch sind diese Beziehungen schwierig durch einwandfreie Beobachtung sicherzustellen.

Zusammenfassend können wir also sagen, dass Sexualtriebdisposition, Nestbautriebsd disposition sowie Kampf- und Imponiertriebd disposition untereinander auf gleiche Weise verbunden sind, weiter, dass die Bruttriebd disposition daneben eine Sonderstellung einnimmt, aber dass wahrscheinlich zwischen Nestbautriebd disposition und Bruttriebd disposition ein etwas engerer Zusammenhang besteht als zwischen den beiden anderen und der Bruttriebd disposition.

Wie es mit den Beziehungen zwischen diesen Triebdispositionen bei anderen Vögeln steht hinsichtlich der sympathetischen Induktion, geht aus der Literatur nur ungenügend hervor. Aus TINBERGEN (1936) bekomme ich den Eindruck, dass Nestbauen, Kämpfen und Muldendrehen einen induktiven Zusammenhang aufweisen.

Was die elterliche Betreuungstriebdisposition betrifft, so sah ich einmal, dass ein ruhig auf einem Pfahl sitzender Kormoran stimuliert wurde, als er das Füttern eines Jungen sah. Er sprang ins Wasser, füllte seinen Kehlsack und flog fort, um es über seine Jungen im Nest zu ergiessen.

Dass bei den Kormoranen, wenn sie andere flüchten sehen, nicht nur Fluchtäusserungen, sondern auch Komfortäusserungen erregt werden, kann man in Lekkerkerk konstatieren, wenn man die Scharben hinter dem Schutzzaun zu beschleichen versucht. HEINROTH und LORENZ c.s. würden in solchen Fällen berichten, dass das Sehen von Kormoranen in „Fluchtstimmung“ bei anderen Kormoranen neben Fluchtstimmung auch „Bade-stimmung“ und „Putzstimmung“ auslöst.

Bei allen diesen Beispielen sieht man also, dass die durch Induktion entstandenen Äusserungen dieselben sind wie diejenigen, die durch Abreagieren einer gehemmten Triebausübung entstehen. Da bis jetzt noch relativ wenig Beobachtungen vorliegen, kann ich nicht sagen, ob diese Regel immer zutrifft. Sollte es sich jedoch aus fortgesetzten Untersuchungen ergeben, dass dieses der Fall ist, so liegt die folgende Erklärung wohl sehr nahe:

Wenn ein Vogel bei einem Artgenossen eine Äusserung eines bestimmten Bedürfnisses wahrnimmt, so wird bei ihm nach dem Prinzip der sympathetischen Induktion dasselbe Bedürfnis aktiviert. Wenn dieser Drang jedoch nicht ausgelebt wird, so wird er nach den gewöhnlichen Prinzipien mittels einer Übersprunghandlung abreagiert. Tatsächlich kann man bei dem induktiven Überbringen von Schrecken diese beiden Phasen deutlich beobachten: man sieht, wie das Tier mit erschrickt, wenn andere Scharben erschrecken, danach blickt es mit Halsreckbewegungen argwöhnisch umher und sodann schüttelt es sich, wonach der Schrecken verschwunden ist und das Tier ruhig mit seiner Beschäftigung fortfährt.

Wie plausibel diese Erklärung auch scheint, in dieser Form kann sie nicht ganz richtig sein. Denn dann würden Übersprunghandlungen, entstanden aus sympathetischer Induktion, der ein Überspringen von Energie folgt, dieselben objektiv wahrnehmbaren Kennzeichen zeigen müssen, wie die direkt durch Überspringen von Energie entstandenen Übersprunghandlungen. Am Ende des Abschnittes III E sahen wir, dass ein Kennzeichen der durch direktes Überspringen von Energie entstandenen Übersprunghandlung ist, dass das Wesentliche fehlt: sie ist nicht zielstrebig; da die Triebdisposition nicht durch das adäquate Bedürfnis und die adäquate Wahrnehmungsgestalt, sondern durch allochthonen Drang aktiviert wird.

Bei den durch Induktion indirekt entstandenen Übersprunghandlungen fehlt jedoch das Wesentliche nicht. Wenn irgendwo in der Brutkolonie eine Rauferei im Gang ist und ein dadurch stimuliertes Paar kopuliert, so gelingen dergleichen Kopulationen, wie es scheint, meistens wohl. Wenn ein anderes Paar durch diese Stimulierung nistet, so ist dies wirkliches Nestbauen und nicht nur sinnloses Herumzerren an einem Zweig. Alle induzierten Äusserungen sehen aus wie gewöhnliches zielstrebiges Verhalten. Es macht somit den Eindruck, dass es sich hierbei nicht um ein einfaches Abreagieren von auffallendem Drang handelt, sondern dass auch das Bedürfnis der anderen Triebdisposition aktiv wird und durch ihren koordinierenden Einfluss das „purposive behaviour“ entstehen lässt, oder dass nicht nur der Drang sondern auch der Affekt überspringt. Man könnte meinen, dass durch die allochthone Aktivierung eine latente Spannung akut wird, dann wäre es aber nicht klar, warum das bei den gewöhnlichen Übersprunghandlungen nicht geschieht.

V. AUFSTELLUNG EINER BEGRIFFLICHEN FORMEL FÜR DIE BEOBACHTETEN TATSACHEN HINSICHTLICH DES ÜBERSPRINGENS VON DRANG

Im III. und IV. Abschnitt wurde besprochen, dass zwischen verschiedenen Triebdispositionen gleichsam „Zusammenhängen“ zu bestehen scheinen, über die der auffallende Drang „überspringen“ kann. Diese waren offenbar in den untersuchten Fällen (fast unabhängig von der Stärke der Triebdispositionen) von einem Alter von einigen Monaten ab vorhanden, ohne dass sie durch die Erfahrung beeinflusst wurden. Wie dieser Zusammenhang aussieht, ist vorläufig eine unlösbare Frage. Die Formeln von zwei analysierten Teilen des Triebdispositionensystems der Scharbe sind in Abb. 1 und 2 dargestellt.

In dem Diagramm sieht man eine Anzahl Triebdispositionen (Tr.). Wenn das zu einer solchen Triebdisposition gehörige Bedürfnis aktiviert wird, so läuft die Energie, wie durch eine der Linien angegeben ist, hinunter nach der Fähigkeit (angegeben durch \oplus) und entlädt sich dort in eine Handlung.

Die Fähigkeit zeigt gewöhnlich einen kognitiven, einen affektiven und einen konativen Aspekt oder Moment, welche jedoch nicht unabhängig voneinander bestehen und darum nicht be-

sonders in dem Diagramm angegeben werden. Vielmehr haben wir mit einem einzigen sensomotorischen Mechanismus zu tun. McDougall vergleicht die Fähigkeit mit einer Dampfmaschine, welche den aus den Triebdispositionen (Dampfkesseln) aufwallenden Drang (Dampf) nach aussen abführt. In diese „Dampfmaschine“ ist also die Kognition aufgenommen, d.h. wenn bei erregtem Drang die Umweltbedingungen dazu fehlen, kann das Tier die Handlung nicht ausführen. Die punktierte Linie stellt eine „phylogenetisch durchschnittene“ Linie dar,

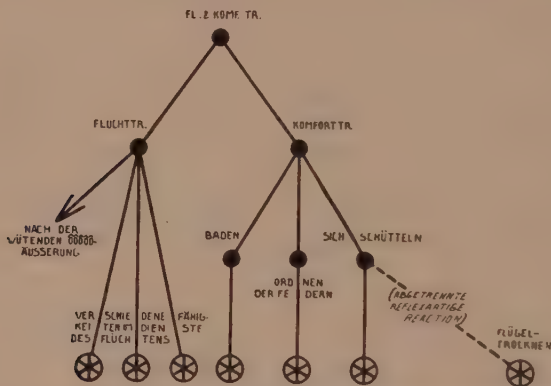


Abb. 1. Ein Teil des Triebdispositionensystems des mitteleuropäischen Kormorans (*Phalacrocorax carbo sinensis* [SHAW & NODD.]).

d.h. ein Verhalten, das den Kontakt mit dem Triebdispositionensystem verloren hat und zu einer reflexartigen Reaktion geworden ist.

Man nehme z.B. an, dass die Sexualtriebdisposition sensu stricto aktiviert wird. Zuallererst hängt es dann von der Situation ab, ob der Kormoran als sitzender oder stehender Partner auftritt (was im Diagramm durch einen „kognitiven Umschalter“ angegeben ist). Wenn sein Partner in der Nestmulde sitzt, so wird das Tier zum stehenden Partner werden (Schalter nach rechts gerichtet). Dann hat er noch die Verfügung über drei Fähigkeiten, nämlich die rôôô-Ausserung, die rôôô-Liebkosung und die Kopulation. Welche Fähigkeit in Wirkung gesetzt wird, hängt von dem kognitiven Aspekt ab: gurgelt der Partner schwach, so folgt die rôôô-Ausserung, zeigt er die rôôô-Liebkosung, so tut der andere gewöhnlich dasselbe und wenn der Partner zur

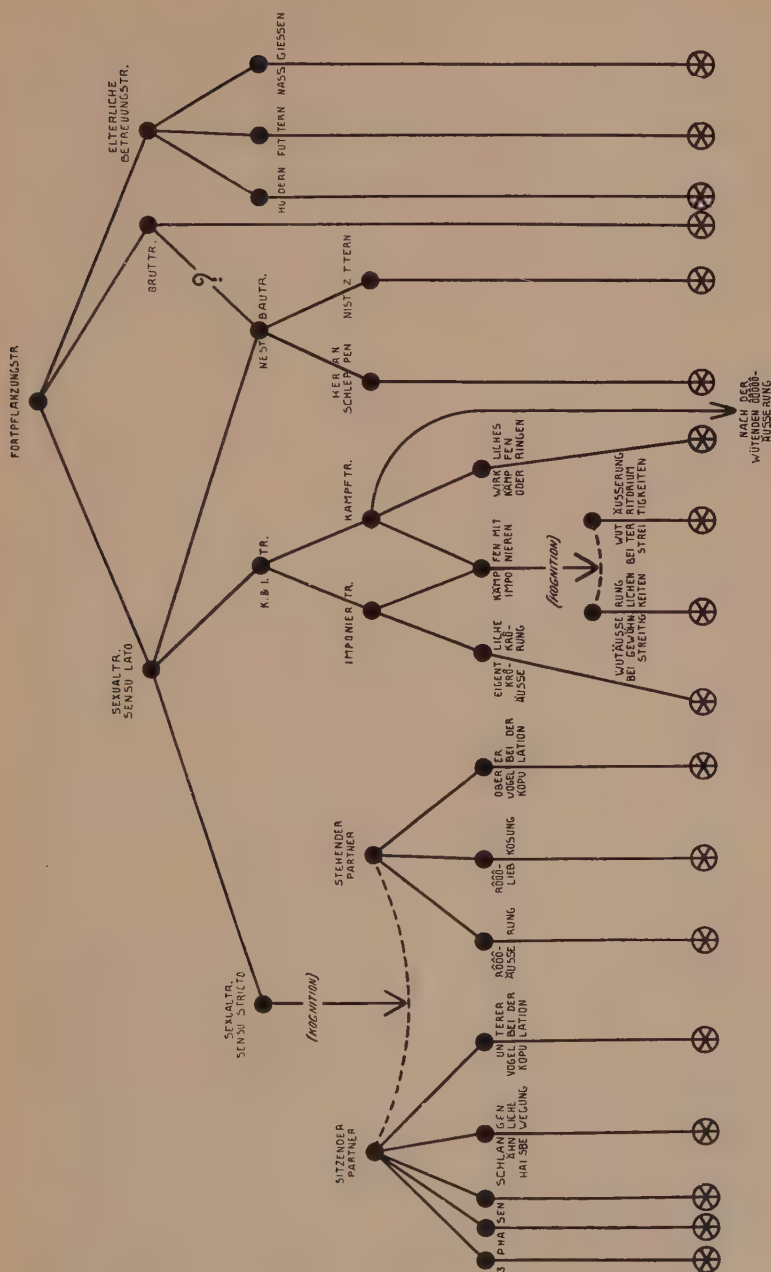


Abb. 2. Ein Teil des Triebdispositionensystems des mitteleuropäischen Kormorans (*Phalacrocorax carbo sinensis* [SHAW & NODD.]).

Paarung einladet, so ist die Aussicht vorhanden, dass das Tier seiner Einladung Folge leistet. Auf eine dieser Weisen findet der Drang einen normalen Ausweg von oben nach unten. Was geschieht nun aber, wenn diese Kanäle blockiert sind durch eine der im Vorstehenden erörterten Ursachen? Dann läuft die Energie in entgegengesetzter Richtung von der Sexualtriebdisposition im engeren Sinn ab nach oben, bis die Sexualtriebdisposition im weiteren Sinn erreicht wird und die Energie kann sich nach unten in Kämpfen, Imponieren oder Nestbauen entladen. Können diese Handlungen durch die Umstände ebensowenig ausgeführt werden, so steigt der Drang weiter nach oben und fließt über die Fortpflanzungstriebdisposition nach dem Brüten und Betreuen der Jungen ab.

Weiter ist aus dieser Skizze ersichtlich, dass die aufwallende Energie aus der Kampf- und Imponiertriebdisposition zugleich nach der Sexual- und Nestbautrieblisposition abfließt, d.h. da ich feststellte, dass die Energie aus der Kampf- und Imponiertrieblisposition bei einer blockierten Triebausübung zugleich nach dem sexuellen Verhalten und dem Nestbauen überläuft, habe ich das Diagramm so gezeichnet, dass diese Triebdispositionen gleichwertige Plätze hinsichtlich der Kampftrieblisposition einnehmen. Auch das Vice-Versa-Prinzip wird in dem Diagramm zum Ausdruck gebracht.

Auch die Differenzierungen der Kampf- und Imponiertrieblisposition habe ich in der Tabelle eingetragen, obgleich sie beim Kormoran kaum analysierbar sind. Die weiteren Teilen der Tabelle sind jedoch psychologisch gut fundiert:

Ohne Zweig kann ein Kormoran nicht nistzittern, d.h. das Vorhandensein eines Zweiges ist die Bedingung für das Nistzittern oder richtiger ausgedrückt: die Zweigkognition ist ein konstitutiver Aspekt oder Moment in dem sensomotorischen Mechanismus, der das Nistzittern darstellt. Fehlt dieses konstitutive Moment, so ist das Nistzittern blockiert (vgl. Abschn. III D) und bleibt nur das sexuelle Verhalten übrig. Dass die Bruttrieblisposition beim Abreagieren des Dranges zum Kämpfen und zum Imponieren erst an zweiter Stelle kommt, habe ich in dem Diagramm dadurch angegeben, dass ich sie eine Stufe höher setzte. Für das Füttern der Jungen hat die Scharbe ein bettelndes Junges nötig und das kommt naturgemäss bei einer Streitigkeit nicht vor und dieser Mechanismus ist dann blockiert.

Ganz anders bei den Silbermöwen: hier ist die Anwesenheit eines Jungen nur Nebensache, m.a.W. die Kognition des Jungen ist kein untrennbares konstitutives Moment der Fütterhandlung. Noch anders ausgedrückt: bettelndes Junges und Füttern bilden beim Kormoran eine sukzessive Ganzheit, welche bei vorhandenem Bedürfnis in Wirkung gesetzt wird. Bei der Silbermöwe sind bettelndes Junges und Füttern nur locker verbundene Teile, da die Ganzheit weniger fest ist und daher das Füttern bei vorhandenem Drang auch ohne Junges stattfindet, weil der Mechanismus dann nicht blockiert ist. Demnach macht die kämpfende Silbermöwe Fütterbewegungen als Übersprunghandlung und die Scharbe nicht.

Da ich vermute, dass zwischen Nestbautriebsdisposition und Bruttriebsdisposition ein engerer Zusammenhang besteht als zwischen Kampftriebsdisposition und Sexualtriebsdisposition sensu stricto einerseits und Bruttriebsdisposition andererseits, habe ich diese beiden Triebdispositionen durch eine dünne Linie verbunden und mit einem Fragezeichen versehen.

Die wütende ôôôô-Äusserung oder machtlose Wutäusserung entsteht, wenn Wut und Schrecken zugleichzeit auftreten. Da es weder ein gemengtes noch ein ambivalentes Verhalten ist, müssen wir annehmen, dass hierbei Wut und Schrecken integrieren, was wir auf die in der Abb. 3 angegebene Weise wiedergeben können.

Auf diese Weise findet man also einen Zusammenhang zwischen den Systemen von Abb. 1 und 2.

Da ich MAKINK's Veröffentlichung und mündliche Mitteilungen benutzte, konnte ich im Vorhergehenden die Struktur der analysierten Teile des Triebdispositionensystems des Säbelschnäblers rekonstruieren. Das System sieht, einigermaßen vereinfacht für die sensomotorischen Mechanismen, aus wie Abb. 4 zeigt.

Der "gull-cry" bildet gleichsam einen Zusammenhang zwischen dem System von Fortpflanzungstriebdispositionen und dem Fluchttriebsdispositionensystem, da bei diesem Ruf ja die Bruttriebsdisposition oder die elterliche Triebdisposition integriert mit der Fluchttriebsdisposition (Schreckruf gegen die Möwengefahr von Säbelschnäblern, welche Eier oder Junge haben). In diesem Diagramm habe ich den Möwenschreckruf



Abb. 3.

sowohl mit der Bruttriebdisposition wie mit der elterlichen Triebdisposition verbunden, da ich nicht weiss, zu welcher von diesen beiden er gehört. Damit will ich also nicht sagen, dass in diesem Ruf Bruttriebdisposition und elterliche Triebdisposition mit der Fluchttriebdisposition integrieren. Es ist sehr gut möglich, dass nur eine einzige von beiden zuerst genannten Triebdispositionen mitmacht und mit der Fluchttriebdisposition

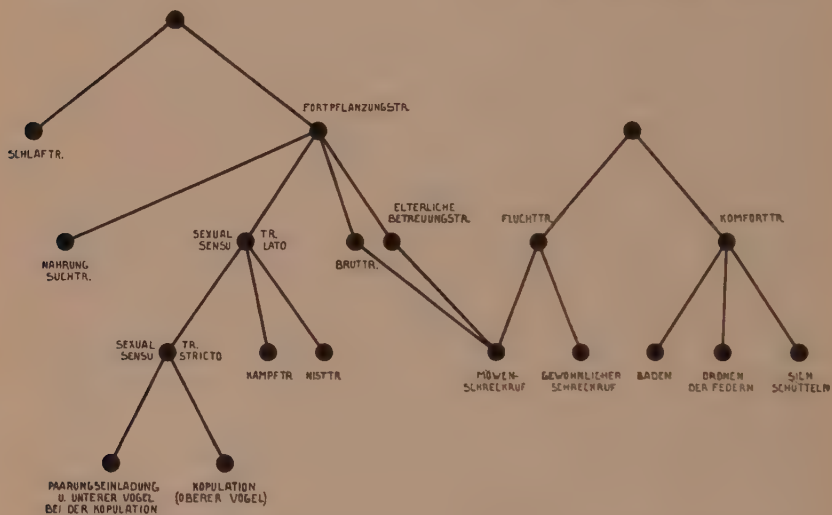


Abb. 4. Das Triebdispositionensystem des europäischen Säbelschnäblers (*Recurvirostra avosetta* [L.]).

(Schreckaffekt) integriert. In diesem Fall fällt also eine der Linien, welche nach dem Möwenschreckruf laufen, fort.

Auch dieses Diagramm ist ganz auf die beobachteten Tatsachen basiert. Wenn Säbelschnäbler kämpften, so waren sexuelle Äusserungen ("bowing" und "treading") und Halmeaufraffen die häufigsten Nebenerscheinungen, also habe ich sie auf äquivalente Stellen hinsichtlich der Kampftriebdisposition gezeichnet. Bei heftigen Kämpfen bekam MAKINK auch das Sichsetzen (Brüten) zu sehen und den Möwenschreckruf zu hören. Für diese Äusserungen ist also offenbar ein stärkerer Drang nötig oder anders ausgedrückt: Wenn der Drang stark genug ist, mündet er nicht nur in die sexuellen und Nisttriebdispositionen ein, sondern ausserdem in die Brut- und elterliche Triebdispositionen. Daher habe ich diese in dem Diagramm eine Stufe höher ge-

stellt. Bei den heftigsten Kämpfen und namentlich in Augenblicken von spannendem Abwarten begannen die Säbelschnäbler mit dem Scheinschlaf. Ich nehme also an, dass dies erst geschieht bei höchster Spannung oder grösstem Drang und zeichnete demnach diese Triebdisposition noch weiter von der Kampftriebdisposition entfernt.

Auf dieselbe Weise setzte ich den rechten Teil des Systems zusammen. Wir haben in dieser Abhandlung erfahren, wie beim Säbelschnäbler bei genügend intensivem Drang der Möwenschreckruf in den gewöhnlichen Schreckruf überschlägt und umgekehrt. Auch der Zusammenhang von Schrecken mit Baden und Putzen wurde ausführlich dargetan.

Wir können die verschiedenen Triebdispositionen mit Fässern vergleichen, in die Wasser gepumpt wird. Normal fliesst das Wasser nach unten ab, wenn aber schneller gepumpt wird und der Auslass die Wasserzufuhr nicht mehr bewältigen kann, so steigt das Wasser an und fliesst durch die Auslasslöcher höher gelegener Fässer ab. Beim sehr schnellen Pumpen und wenn überdies (bei gespanntem Abwarten) ein Teil der Auslasslöcher verstopft ist, steigt das Wasser so hoch, dass es bis in das „Schlaf-fass“ kommt. Eigentümlicherweise werden ähnliche Bilder auch im Alltagsleben bei innerlichen Konflikten benutzt: „Es steht mir bis hierher“ und „mir läuft die Galle über“.

Vergleicht man das Triebdispositionensystem des Säbelschnäblers mit demjenigen des Kormorans, so fällt die grosse Übereinstimmung im oberen Teil des Triebdispositionensystems auf. Dies braucht uns nicht zu verwundern, denn HEINROTH (1910) und später LORENZ (1935) haben betont, dass die instinktiven Äusserungen bei verwandten Vogelarten so viel Übereinstimmung aufweisen, dass sie als taxonomisches Merkmal benutzt werden können. Wenn dies jedoch für die instinktiven Äusserungen gilt, so müssen wir die dazu gehörigen „Instinkte“ (d.h. die Triebdispositionen) als identisch betrachten. Die Fähigkeit ist ja die sekundäre Bildung, worüber das Streben ausgelebt wird (PORTIELJE 1938) und wenn diese sekundäre Bildung bei verschiedenen Tieren Homologie aufweist, muss die Triebdisposition, woraus sie entstanden ist, dieselbe sein.¹⁾

¹⁾ Ich möchte darauf hinweisen, dass Triebdispositionen mit derselben Funktion bei verschiedenen Tiergruppen nicht immer homolog zu sein

Bei nahe verwandten Tierarten können wir also dasselbe Triebdispositionensystem erwarten. Da die Differenzierung in der Phylogenie zustande gekommen ist, wird man bei weniger nahe verwandten Arten finden, dass die Systeme gleich sind betreffs der übergeordneten Triebdispositionen, dass sie aber in den Differenzierungen von einander abweichen (Säbelschnäbler und Kormoran). Das gilt offenbar auch für den strukturellen Zusammenhang zwischen den Triebdispositionen, wie sie aus dem Abreagieren hervorgeht. Wie weit die Übereinstimmung gehen kann, zeigt sich daraus, dass Vögel sowie Säugetiere Schrecken durch Äusserungen der Komforttriebdisposition abreagieren (vgl. S. 467). Ein anderes Beispiel ist das Abreagieren von Kampf- und Imponierdrang. Nicht nur bei Kormoranen, Möwen und Säbelschnäblern fliesst dieser nach der Sexualtriebdisposition über, sondern auch bei Hunden, Rindern, Affen und vielleicht bei allen Säugetieren. Dabei scheinen dann dieselben Kennzeichen aufzutreten, die ich bei Vögeln fand. Ob das Integrieren von Triebdispositionen im Laufe der Phylogenie zu Konvergenzerscheinungen geführt hat, kann nur durch vergleichend psychologische Untersuchungen gelöst werden.

Die Meinung, dass McDougall's Triebdispositionen nur für den Menschen gelten und dass man bei Tieren mit ganz anderen Triebdispositionen zu tun hat, scheint mir jedenfalls nicht richtig zu sein.

Die Abb. 1, 2 und 3 geben, wie alle Diagramme, ein zu einfaches Bild von der Wirklichkeit. Wir haben induktiv gefunden, dass zwischen Gruppen von Verhaltensweisen Beziehungen existieren. Das schliesst nicht ein, dass Triebdispositionen getrennte „Organe“, verbunden durch „Mechanismen“ sind. Im Gegenteil, das Triebdispositionensystem ist vielleicht viel mehr ein fließendes Ganzes von Verhaltensmöglichkeiten, in dem verschiedene Differenzierungen und Integrierungen unterschieden werden können, die jedoch keine abgeschiedenen Teile sind. Die übergeordnete Triebdisposition geht also gleichsam kontinuier-

brauchen. Die Nisttriebdispositionen bei anthropoiden Affen und bei Vögeln z.B. werden wohl nicht homolog sein. Eine Triebdisposition ist ja nur eine gemeinschaftliche psychophysische Basis für eine Anzahl von Verhaltensweisen mit ungefähr derselben Funktion, sie ist also nicht dasselbe wie diese Funktion. Dieselbe Funktion kann bei verschiedenen Tiergruppen eine verschiedene Basis haben.

lich in seine Differenzierungen über ohne irgendwelche „Verbindungslinie“.

VI. ERKLÄRUNG DER VERWENDETEN BEGRIFFE

Wenn man die Wechselwirkung zwischen Instinkten behandelt, muss man einen Instinktbegriff voraussetzen. Der Unterschied zwischen Triebdisposition und Fähigkeit schliesst sich ungefähr bei McDUGALLS Begriffen „propensity“, bzw. „ability“ an. Bei Aktivierung des Bedürfnisses wallt ein Drang („urge, impulse, drive, active tendency, conative energy“) auf und strebt das Tier mittels der angeborenen und angelernten Fähigkeiten (sensomotorischen Mechanismen) das Triebziel an. Man kann kognitive, affektive und konative Fähigkeiten unterscheiden aber nicht voneinander trennen. Das Verhalten hat nicht nur einen objektiven biologischen Zweck, sondern auch ein vom Tier angestrebtes Ziel, das damit nicht zusammenfällt. Wird das subjektive Triebziel erreicht, so wird das Bedürfnis befriedigt und der Drang erlischt. Wird es nicht erreicht, so kann der Drang abreagiert werden und Katharsis oder Abspannung eintreten.

Triebdisposition und Drang werden meistens nicht unterschieden und beide werden als Trieb bezeichnet. Ich glaube aber (vgl. Abschnitt III), dass eine Unterscheidung notwendig ist. Triebdisposition und Drang verhalten sich zueinander wie Möglichkeit und Wirklichkeit. Zuweilen fasst man unter Trieb Drang und Affekt zusammen, obwohl doch unverkennbare Gründe vorhanden sind, um einen Unterschied zu machen. Man muss scharf auseinander halten:

1. Das Integrieren von Triebdispositionen, wobei ein vollständig neues Verhalten entsteht, dessen Bestandteile weder in dem Streben noch in der Ausdrucksbewegung mit dazugehörigem Laut zu erkennen sind. Dies weist darauf hin, dass hier keine Mischung, sondern eine Verschmelzung stattgefunden hat zu einer völlig neuen Ganzheit. Beispiele findet man bei einem Teil der krökrö- und Wut-Äusserungen (vgl. die vorige Arbeit).

2. Das gemengte Verhalten, wenn zwei eng verwandte Triebdispositionen gleichzeitig aktiviert werden und man also beider Ausdrucksbewegungen und Strebungen gleichzeitig zu sehen bekommt. Das kommt hauptsächlich vor bei dem Verhalten, das mit der Fortpflanzung im Zusammenhang steht (PORTIELJE 1928).

3. Das wechselnde oder ambivalente Verhalten, wenn zwei Triebdispositionen, deren Streben gar nicht vereinbar ist, gleichzeitig und in ungefähr gleich starkem Grade aktiviert werden. Dann können wir in einigen Fällen sehen, wie bald das eine, bald das andere Streben die Oberhand gewinnt und das Resultat ist, dass keins von beiden sein Triebziel erreicht. Das kann man z.B. bei Neugier und Fluchtdrang beobachten, wenigstens, wenn nicht eins von beiden in eine Übersprunghandlung abreagiert wird.

Selbstverständlich kann auch ein ambivalentes Verhalten einer ganz anderen Art auftreten, wenn das Tier zögert, eine von zwei Fähigkeiten zu wählen, um ein Triebziel zu erreichen (z.B. die Zwergrohdrommel (*Ixobrychus minutus* L.) auf Photo 77 bei PORTIELJE (1938), oder ein verliebter Vogel, der sich in „l'embarras du choix“ befindet zwischen zwei vor ihm „balzenden“

Artgenossen, wobei er also zögert, welche Richtung er dem Streben geben soll).

Zum Schluss erinnere ich an den von McDougall gemachten Unterschied zwischen der Stärke eines Bedürfnisses und dem Grad der Aktivierung eines Bedürfnisses, also der Stärke des aufwallenden Dranges. So ist das Sexualbedürfnis bei Vögeln in der Paarungszeit stärker als im Winter, aber der Aktivierungsgrad kann in allen Jahreszeiten wechseln von Null bis zu dem in dieser Zeit bestehenden Maximum. So kann ein Vogel sich in einem bestimmten Augenblick im Winter wohl einmal viel sexueller verhalten als in einem bestimmten Augenblick im Frühjahr. Dies zeigt sich dann in Ausdrucksbewegungen: ihre Intensität hängt nämlich ab von dem Grade der Aktivierung des Bedürfnisses, also von der Stärke des Dranges und des Affektes. Je stärker ein Bedürfnis aktiviert wird, desto deutlicher kommt dies in der schnelleren oder heftigeren Bewegungsweise, in dem lauterem und höheren Klang der Stimme, in dem länger Anhalten oder weiter Fortsetzen der Bewegung zum Ausdruck. Beim „Gurgelausdruck“ z.B. finden wir alle Übergänge von einer kurzen Schnabelbewegung mit kaum hörbarem „krrr“ bis zum auf den Rücken Werfen des Kopfes, wobei Hals, Kehle und Kopf vibrieren, was von einem schön und laut schallenden „arrôô“ begleitet wird. Während ich dies 1938, indem ich darin Portielje (1937, 1938) folgte, wenig bzw. stark differenziertes „Gurgeln“ nannte, habe ich jetzt, da eine ausgebreitetere Terminologie nötig ist, von der Intensität des Gurgelns gesprochen. Je stärker also eine Triebdisposition aktiviert wird, desto stärker sind Drang und Affekt, desto intensiver und anhaltender ist das Streben und desto intensiver ist die Ausdrucksbewegung.

Die Geschlechtstriebdisposition ist bei erwachsenen Vögeln im allgemeinen im Winter schwach und im Frühling stark, kann jedoch in beiden Jahreszeiten sowohl stark als auch schwach aktiviert werden. Im Frühling wird sie meistens stark und selten schwach aktiviert, im Winter umgekehrt. Daher sieht man im Frühling meistens sehr intensive und im Winter schwach intensive sexuelle Ausdrucksbewegungen. Theoretisch könnte man unter der Stärke eines Bedürfnisses verstehen: die Menge der autochthonen psychischen Energie (im Sinne McDougalls), welche die Triebdisposition durchschnittlich pro Zeiteinheit liefert; unter dem Grade der Aktivierung die Menge Energie, welche die Triebdisposition in einem bestimmten Augenblick pro Zeiteinheit liefert.

SUMMARY

On the supposition that an instinct is a purposive behaviour-system, 3 ways of interaction of instincts have been investigated based on research work about cormorants and other birds.

1. If changes in the conditions of life and in hormonal operations modify the strength of a given instinctive „appetite“ (CRAIG) (want, need), energy is released hereby or additional energy is required. This energy benefits or is detrimental to other appetites, which finds expression in the daily number of hours in

which, and the intensity with which, the satisfaction of these appetites is striven after. This transference of energy has an effect on all appetites and more in particular those in which the actional component preponderates over the reactional component. The daily amount of sleep and rest is not materially influenced hereby. Primarily the action is therefore present which is distributed over various appetites.

2. Observation has taught that the animal is, generally speaking, not able to inhibit an aroused impulse, every actuation of a given instinctive appetite leading to some action or other. This raises the question as to what happens if the abilities (McDOUGALL) in which the impulse is usually outlived, are inhibited by an antagonistic impulse (fear and anger), by physical or mental impossibility of giving expression to the innate form of behaviour in a given situation (a pursued animal driven to bay), or by intelligent checking (the animal is scared by a sudden noise but perceives no danger). In all these cases it has been found that the impulse „sparks over” to a definite behaviour-group (always the same) no matter what the cause of the inhibition was, e.g. the flight-impulse to comfort-behaviour, the fighting impulse to mating and to nesting. Further if this behaviour-group is inhibited too or if the impulse is a very strong one, it sparks over to another behaviour-group (fighting impulse to brooding, etc.). The sparking over operates mutually (the sexual and nest-building impulse to fighting, vice-versa-principle).

From this it appears that among behaviour groups certain fixed connections exist not affected by experience and therefore, such a behaviour group has something in common: a propensity (McDOUGALL) or propensity disposition. The connections between these propensity dispositions have been analysed and shown in diagrams.

The connections between propensity dispositions undergo no change during lifetime. The tendency of a given impulse to spark over into a certain propensity disposition is hardly influenced at all by the strength of the (hormonal) appetite, connected with the propensity disposition just mentioned (sexual sparking over actions during immaturity). The innate cognition, is, in the case of „autochthone actuation” (i.e. when the impulse has not sparked over from anywhere else), coupled to a certain form of behaviour. In most cases, however, the cognition is

simply skipped, if the impulse has been sparked over from elsewhere (in a quarrel sexual behaviour is shown in the absence of the other sex). It would seem that an impulse can never spark over into reflexes; evidently in phylogeny they have lost all connection with the propensity disposition system.

The „allochthone” (i.e. with sparked over energy or impulse) actuated actions at first sight, look very much like the corresponding actions in autochthone actuation, but on closer investigation the essential is invariably found to be wanting: Sparking over copulations are always fail; in sparking over nest building the twig is never worked in, in sparking over baths the bird never gets wet, etc. When the appetite is really present the sparking over behaviour is not purposive after all! McDougall's criterion of behaviour „behaviour is purposive” is wanting in contra distinction to all other forms of behaviour that have been aroused by actuation of an appetite. The „active appetite” is, therefore, the co-ordinator that brings about the purposiveness in normal actions. In sparking over action, an appetite that happens to be present continues to be latent. Sparking over action may also occur in the absence of adequate appetite, since the impulse has sparked over from another appetite.

The question has been put as to what active appetite is. Seeing that purposive behaviour only occurs in the animal kingdom, we have to look for an agent that only occurs in the animal kingdom to explain the appetite becoming active. This agent is apparently wanting in the sparking over action. It has never been made feasible that purposiveness as such, has allowed of its being explained mechanically. Assuming that subjective experiences cannot be epiphenomenal, must have a function, the question may be asked, whether emotion is the co-ordinating agent. By carefully examining the function of the subjective experiences in the total behaviour, it is possible to make known the experiences of animals and to describe certain experiences to animals and to deny them to plants, on a scientific basis, so not grounded on analogy alone.

In the course of phylogeny the quality of the movement of the sparking over action may change (formalisation).

3. When a bird sees or hears another of the same species behave in a certain way, it often does the same, at any rate, it aims at the same purpose (sympathetic induction, McDougall). It often happens, however, that it acts differently (on witnessing

flight, it begins to shake out its feathers). The connecting between the form of behaviour seen or heard in the other bird and the induced form, seems to be of the same nature as in sparking-over action between the first actuated propensity disposition and the propensity disposition into which the impulse sparkes over. Yet the forms of behaviour induced in this way are no ordinary sparking over actions, since they fail to show the characteristic traits of sparking over action. This phenomenon has not yet been explained.

LITERATUR

- BROEKHUYSEN, G. J., (1935): Gedragingen van nog niet geslachtsrijpe doch reeds zelfstandige Zilver- en Grote Mantelmeeuwen (*Larus argentatus* Pont. en *Larus marinus* L.). Ardea 24, S. 239.
- BROEKHUYSEN, G. J., (1937): Gedragingen van geslachtsrijpe en nog niet geslachtsrijpe Zilver- en Grote Mantelmeeuwen (*Larus argentatus* Pont. et *Larus marinus* L.) buiten de broedtijd. Ardea 26, S. 159.
- GOETHE, F., (1937): Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie der Silbermöwe (*Larus a. argentatus* Pontopp.) auf der Vogelinsel Memmertsand. Journ. f. Ornithol. 85, S. 1.
- GROOS, K., (1930): Die Spiele der Tiere, 3. Aufl. Jena.
- HEINROTH, O., (1910): Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verh. V. Int. Orn. Kongr. Berlin, S. 657.
- HUXLEY, J. S., (1914): The Courtship-habits of the Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus*); with an addition to the theory of sexual selection. Proceedings zoological Society of London, XXXV.
- KIRKMAN, F. B., (1937): Bird behavior. A contribution based chiefly on a study of the black-headed gull. London.
- KORTLANDT, A., (1938): De uitdrukkingsbewegingen en -geluiden van *Phalacrocorax carbo sinensis* (Shaw en Nodder). Ardea 27, S. 1.
- LORENZ, K., (1927): Beobachtungen an Dohlen. Journ. f. Ornithol. 75, S. 511.
- LORENZ, K., (1935): Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. Journ. f. Ornithol. 83, S. 137.
- MAKKINK, G. F., (1936): An attempt at an ethogram of the European Avocet (*Recurvirostra avosetta* L.), with ethological and psychological remarks. Ardea 25, S. 1.
- MCDUGALL, W., (1931): An introduction to social psychology, 22e Aufl., London.
- MCDUGALL, W., (1935): The energies of men. 3e Aufl. London.
- MCDUGALL, W., (1936): An outline of psychology, 7e Aufl. London.
- PORTIELJE, A. F. J., (1928): Zur Ethologie bzw. Psychologie der Silbermöwe *Larus a. argentatus* Pont. Ardea 16, S. 107.
- PORTIELJE, A. F. J., (1936): Ein bemerkenswerter Grenzfall von Polygamie bzw. accessorischer Promiskuität beim Höckerschwan, zugleich ein Beitrag zur Ethologie bzw. Psychologie von *Cygnus olor* (Gm.). Journ. f. Ornithol. 84, S. 140.

- PORTIELJE, A. F. J. en SCHUT W. F. H., (1938): Dieren zien en leeren kennen. Amsterdam.
- STEINBACHER, G., (1938): Zur Ethologie unserer einheimischen Möwenarten. Ber. Ver. Schlesischer Ornithol. 23, S. 1.
- TINBERGEN, N., (1933): Waarnemingen aan zilvermeeuwen in de broedkolonie te Wassenaar. De Levende Natuur 37, S. 213 und 248.
- TINBERGEN, N., (1936): Waarnemingen en proeven over de sociologie van een zilvermeeuwenkolonie. De Levende Natuur 40, S. 1.
- TINBERGEN, N., en BOOY, H. L., (1938): Nieuwe feiten over de sociologie van de zilvermeeuwen. De Levende Natuur 41, S. 325.
- TINBERGEN, N., (1939): Social organisation among Vertebrates, with special reference to birds. Conference on plant and animal communities at Cold Spring Harbor. The American Midland Naturalist.
- VERWEY, J., (1930): Die Paarungsbiologie des Fischreiher. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. der Tiere, 48, S. 1.